ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 82

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

УДК 581.3 : 581.48 : 582.671.2

© И. И. Шамров

РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ У *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* (*CERATOPHYLLACEAE*)

I. I. SHAMROV. OVULE AND SEED DEVELOPMENT IN *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* (*CERATOPHYLLACEAE*)

Описаны особенности формирования примордия семязачатка на плаценте и динамика структур развивающегося семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum*. Примордий семязачатка формируется преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермы плаценты. Уже в примордии семязачатка при отсутствии морфологической дифференциации происходит тканевая дифференциация структур, формирующихся позже. Семязачаток ортотропный, крассинуцеллятного типа (компликатная вариация) и унитегмальный. В нуцеллусе топографически выделяются апикальная, базальная и латеральная области и специализируются такие структуры, как нуцеллярный колпачок, париетальная ткань, подиум и постамент. Латеральная область нуцеллуса дифференцирована на наружную и внутреннюю части, которые возникают за счет самостоятельных инициальных слоев и представлены клетками различного строения. Интегумент формируется за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей. Семязачаток пахихалазальный (ювенильная вариация) и афуникулярный. Гипостаза в форме чаши располагается в основании подиума и до оплодотворения представлена таблитчатыми тонкостенными клетками. После оплодотворения ее клеточные оболочки лигнифицируются, а в клетках накапливаются танины. Интегумент постепенно облитерируется. Защитную функцию семени на большом протяжении выполняют толстостенные клетки эпидермы нуцеллуса; на микропилярном полюсе семени имеется специфическая структура эпистаза, а на халазальном полюсе — сохраняющиеся слои клеток халазы, подиума и гипостазы.

Настоящее исследование продолжает серию работ по выявлению принципов организации и типизации структур семязачатка цветковых растений.

Представители монотипного сем. *Ceratophyllaceae* являются водными растениями, полностью погруженными в воду (гидатофиты; Уранов, 1974). Ранее были изучены в основном особенности мегаспорогенеза, развитие зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у представителей сем. *Ceratophyllaceae*. Что касается семязачатка и семени, то было установлено, что семязачаток является ортотропным, унитегмальным, крассинуцеллятным, с нуцеллярным колпачком и гипостазой (Strasburger, 1902; Wood, 1959; Шамров, 1981; Батыгина и др., 1982; Шамров, Батыгина, 1984). Однако особенности возникновения примордия семязачатка, закономерности его дифференциации и генезис интегумента, нуцеллуса и гипостазы не были изучены.

Материал и методы исследования

Для изучения был выбран наиболее распространенный вид *Ceratophyllum demersum* L. — роголистник погруженный. Материал собран на территории Хоперского заповедника (Воронежская обл.).

Завязи фиксировали в смеси FAA (70 %-ный этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в пропорции 100:7:7). Срезы толщиной 10—20 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим (Камелина и др., 1992). Были использованы гистохимические реакции для выявления полисахаридов (ШИК-реакция), танинов (1 %-ный раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1 N соляной кислоте) и лигнина (насыщенный раствор флороглюцина в 20 %-ной соляной кислоте) (Джен-

сен, 1965). Рисунки выполняли на микроскопе «Ergaval» с помощью рисовального аппарата РА-7У.

Результаты исследования

Завязь и плацентация. Гинецей у *Ceratophyllum demersum* мономерно-апокарпный. Завязь одногнездная, с дорсальной плацентацией (Тахтаджян, 1964). В завязи развивается один ортотропный семязачаток. Дифференцирующийся в основании завязи сложный проводящий пучок разделяется на два простых пучка: один проходит по вентральной стороне завязи, а другой по дорсальной стороне подходит к семязачатку (рис. 1, *6, 9*; 2, *3*).

Примордий семязачатка занимает в завязи боковое положение. Его формирование происходит преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермального слоя плаценты. Периклинальные и антиклинальные деления отмечаются и в нижележащих слоях плаценты (рис. 1, *2, 3*). В субэпидермальном слое плаценты к периклинальным делениям приступают сразу несколько клеток, располагающихся дугообразно. Поведение возникающих наружных и внутренних производных различно. Центральные из наружных клеток (от 1 до 4 клеток) становятся археспориальными, а внутренние клетки под ними образуют ряды густоплазменных клеток. Число рядов клеток, как правило, соответствует числу дифференцирующихся археспориальных клеток (рис. 1, *2*).

У многих цветковых растений обычно на стадии формирования археспориальных клеток или во время их деления начинают дифференцироваться структуры семязачатка. В отличие от них у роголистника при отсутствии морфологической дифференциации на структуры происходит тканевая дифференциация тех структур, которые появятся позже. Еще на стадии примордия семязачатка наблюдаются деления археспориальных клеток на спорогенные и париетальные (рис. 1, *3*). При возникновении одноклеточного археспория деление клетки сдвинуто на более поздний период, однако и в этом случае морфологическая дифференциация структур отсутствует (рис. 1, *4, 5*).

Одновременно с делениями археспориальных клеток происходит дифференциация инициалей различных областей будущего нуцеллуса и гипостазы. Латеральные клетки, являющиеся наружными и внутренними производными первых периклинальных делений клеток субэпидермы плаценты, становятся инициальными клетками латеральной области нуцеллуса. Следует подчеркнуть, что наружные и внутренние инициали латеральной области нуцеллуса выделяются как самостоятельные инициали и в дальнейшем образуют ее наружную и внутреннюю части. В основании примордия семязачатка на границе прокамбиальных клеток проводящего пучка и внутреннего инициального слоя латеральной области нуцеллуса начинают выделяться густоплазменные инициальные клетки гипостазы. Их число зависит от степени массивности примордия семязачатка и от числа дифференцирующихся сопряженно в нем археспориальных клеток и продольных рядов в их основании. В случае одноклеточного археспория число инициальных клеток гипостазы, как правило, равно 3 (рис. 1, *4, 5*), при возникновении нескольких археспориальных клеток их число составляет 4—5 (рис. 1, *7, 8, 10*). Над центральной инициальной клеткой гипостазы располагаются таблитчатые клетки осевого ряда. Из его нижних клеток образуются первые инициали центральной части подиума, а из верхних — инициальные клетки постамента (рис. 1, *4*). Следующие инициали центральной части подиума дифференцируются в основании внутреннего инициального слоя латеральной области нуцеллуса (рис. 1, *5*).

Париетальные, а в отдельных случаях и спорогенные клетки далее делятся периклинально (рис. 1, *7, 8*). Одновременно с увеличением числа париетальных и спорогенных клеток возрастает число клеток постамента и центральной части подиума (рис. 1, *10*).

Следующей стадией дифференциации примордия семязачатка является выделение инициалей интегумента и латеральной части подиума. При вступлении мегаспороцита в мейоз ниже уровня клеток постамента в эпидермальном и субэпидермальном (наружном инициальном слое латеральной области нуцеллуса) слоях выявляются клетки с очень крупными ядрами (рис. 1, *10*). Клетки субэпидермы делятся периклинально, после чего внутренние производные становятся инициалями латеральной части подиума, а наружные производные вместе с находящимися над ними клетками эпидермы — инициалями интегумента (рис. 1, *11*).

Интегумент. Семязачаток у *C. demersum* унитегмальный. Интегумент начинает дифференцироваться в апикальной части примордия семязачатка (рис. 1, *12*). В его образовании принимают участие эпидермальные и субэпидермальные инициали. Их деления происходят таким образом, что средняя и базальная части интегумента формируются за счет делений субэпидермальных инициалей, а его апикальная часть — за счет деления эпидермальных инициалей. Субэпидермальные инициали сначала делятся периклинально, а затем антиклинально (рис. 1, *13*), в результате чего возникают слои паренхимы интегумента (1—2 слоя в средней части и 3—4 слоя в базальной части интегумента) (рис. 2, *2*). Последовательность делений при формировании апикальной части интегумента напоминает характер делений инициалей при образовании 2-слойного интегумента в соответствии с третьим способом (Шамров, 1994а). Эпидермальная инициальная клетка делится наклонной перегородкой на две неравные клетки (наружная клетка больше, чем внутренняя). Затем происходит антиклинальное деление в наружной клетке с отделением терминальной инициали (рис. 1, *12, 13*). В дальнейшем этот процесс неоднократно повторяется. В конечном итоге в результате делений субэпидермальных и эпидермальных клеток формируется интегумент, состоящий из 5—6 слоев в базальной части, 3—4 слоев в средней и 2 слоев в апикальной (рис. 2, *2*). В процессе развития семени интегумент постепенно облитерируется, начиная с клеток апикальной части (рис. 3, *2*; 4, *1*), и в зрелом семени от него остается только тонкая кутикулярная пленка (рис. 5, *4*).

Нуцеллус. Семязачаток у роголистника является крассинуцеллятным. В нуцеллусе топографически выделяются апикальная, базальная и латеральные области. Апикальная область нуцеллуса представлена клетками париетальной ткани. Она состоит из 8—10 слоев и располагается в виде 7—8 рядов густоплазменных таблитчатых клеток (рис. 2, *2*). Во время раннего эмбриогенеза отмечаются первые признаки деструкции клеток апикальной области, прилегающих к зародышу. К стадии глобулярного зародыша с эмбриодермой число слоев париетальной ткани сокращается до 4—5, однако имеющиеся клетки продолжают оставаться густоплазменными и имеют четко выраженные ядра (рис. 3, *2*). Такое состояние париетальной ткани сохраняется до стадии начала органогенеза в зародыше (рис. 5, *1*). В дальнейшем происходит разрушение ее клеток, и в зрелом семени видны лишь остатки в виде сжатых клеточных стенок (рис. 5, *3*).

Еще во время мегаспорогенеза в клетках эпидермы нуцеллуса над париетальной тканью отмечаются первые периклинальные деления (рис. 1, *13*), приводящие затем к формированию 2-слойного нуцеллярного колпачка (рис. 2, *2*). Клетки нуцеллярного колпачка сохраняются в процессе дальнейшего развития семени и в зрелом семени преобразуются в 2-слойную эпистазу. Оболочки клеток эпистазы, как, впрочем, и эпидермы всего нуцеллуса, становятся утолщенными. Утолщаются преимущественно наружные тангенциальные и радиальные стенки клеток (рис. 5, *3, 4*). Так как интегумент облитерируется в процессе созревания семени, защитную функцию семени выполняют клетки эпистазы и эпидермы нуцеллуса.

Базальная область нуцеллуса представлена 15—16 слоями таблитчатых густоплазменных клеток, располагающихся в 2 ряда под зародышевым мешком. Клетки 6—7 верхних слоев трансформируются в постамент, а остальные слои преобразуются в центральную часть подиума (рис. 2, *2*). После оплодотворения число рядов,

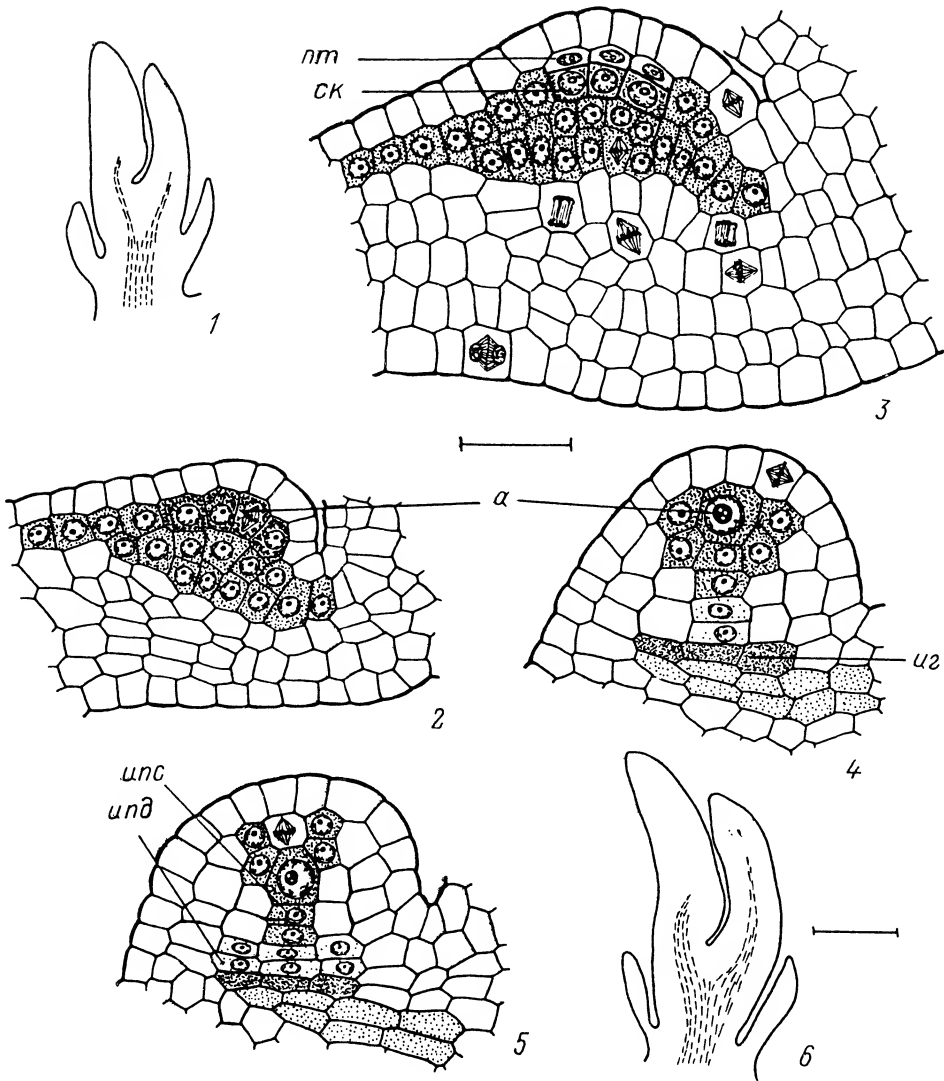
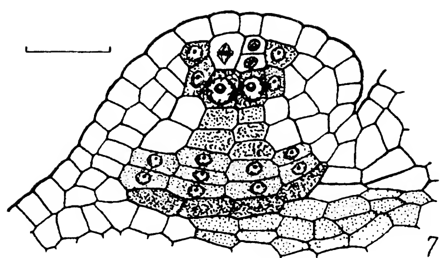
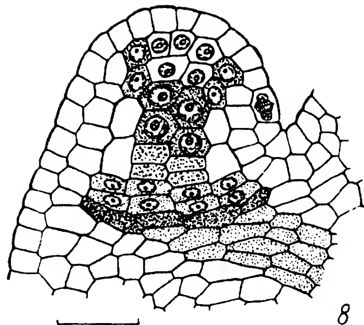
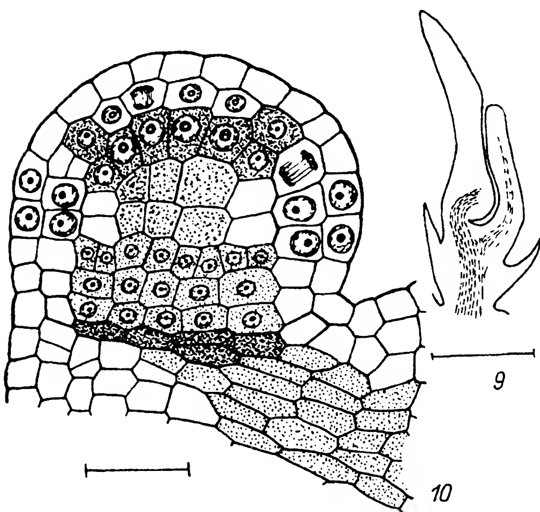


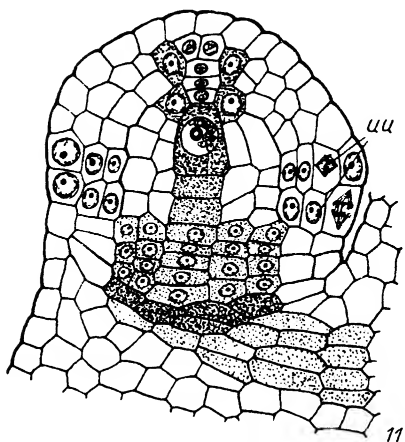
Рис. 1. Возникновение примордия семязачатка на плаценте и начало дифференциации в нем структур в период мегаспорогенеза.

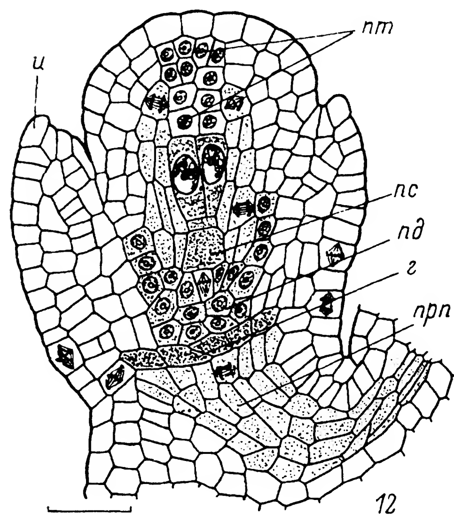
1, 6, 9 — схемы плодолистика и положение в нем семязачатка; *2—5, 7, 8* — начальные стадии формирования примордия семязачатка; образование спорогенных клеток и инициалей гипостазы, подиума (центральная часть) и постамента; видны самостоятельные инициальные слои наружной и внутренней частей латеральной области нуцеллуса; *10, 11* — дифференциация в примордии семязачатка эпидермальных и субэпидермальных инициалей интегумента и инициалей латеральной части подиума; *12, 13* — формирующийся семязачаток во время профазы I мейоза; видны различия в строении клеток наружной и внутренней частей латеральной области нуцеллуса. *а* — археспориальная клетка, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *иг* — инициали гипостазы, *ии* — инициали интегумента, *ипд* — инициали подиума, *ипс* — инициали постамента, *нк* — нуцеллярный колпачок, *пд* — подиум, *прп* — проводящий пучок, *пс* — постамент, *пт* — париетальная ткань, *ск* — спорогенная клетка. Масштабные линейки: *2—5, 7, 8, 10—13* — 0.03; *1, 6* — 0.1; *9* — 0.3 мм.

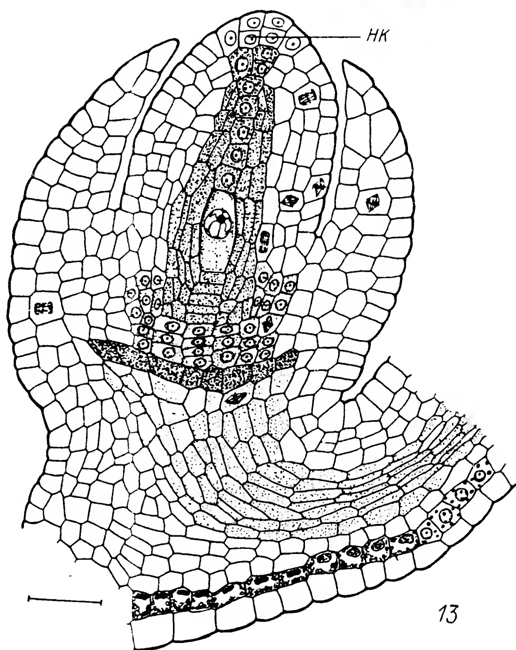

7

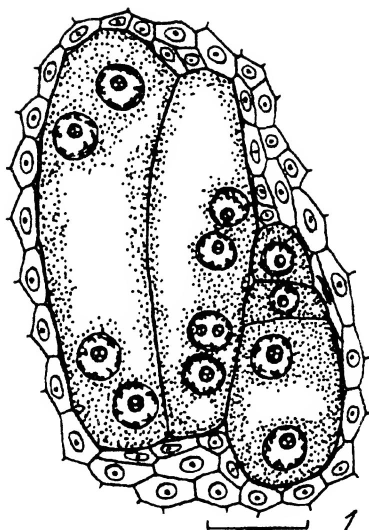

8

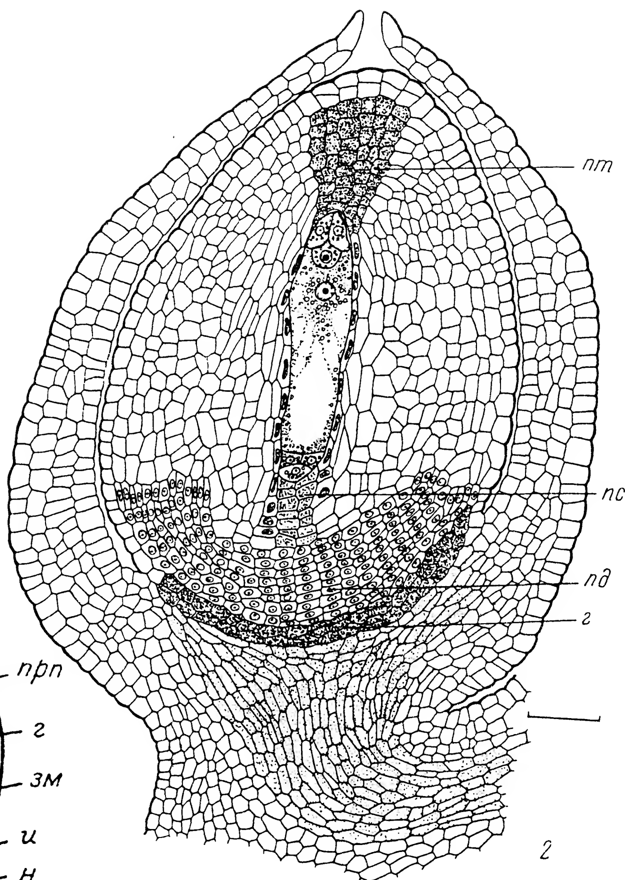

9
10


иц
11


пт
и
пс
пд
г
прп
12


нк
13





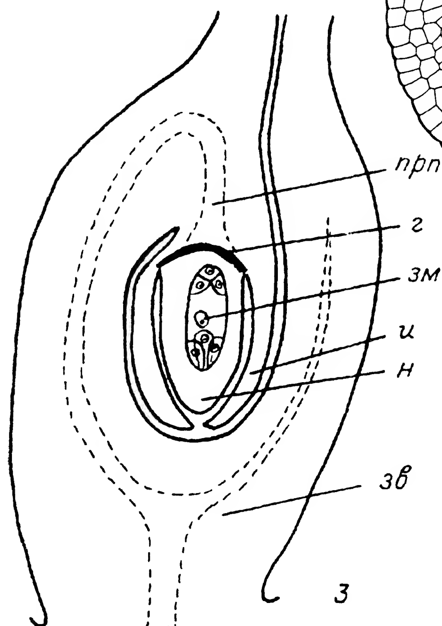


Рис. 2. Семязачаток во время формирования зародышевого мешка.

1 — развитие нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке; *2* — семязачаток перед оплодотворением; *3* — положение семязачатка в завязи. *зв* — завязь, *зм* — зародышевый мешок, *н* — нуцеллус. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки: *1* — 0.02, *2* — 0.03 мм.

составляющих постамент, может увеличиваться до 5—7. На стадии глобулярного зародыша, когда 4 нижние клетки целлюлярного эндосперма начинают функционировать как гаусторий, происходит разрушение клеток постамента. Первыми подвергаются деструкции клетки вблизи гаустория (рис. 3, *3*), затем дегенерируют и остальные клетки постамента (рис. 4, *2*).

Латеральная область нуцеллуса представлена 13—15 слоями. Ее клетки гетерогенны. 5—6-слойная наружная часть образована изодиаметрическими или прямоугольными клетками. Внутренняя часть состоит из сильно вытянутых вдоль оси нуцеллуса клеток. Еще до оплодотворения клетки вблизи зародышевого мешка и

постамента начинают разрушаться (рис. 2, *2*). К стадии глобулярного зародыша клетки внутренней части латеральной области нуцеллуса почти полностью разрушаются (рис. 3, *2*). Клетки наружной части функционируют более продолжительное время. К стадии раннего сердечковидного зародыша они сильно вытягиваются в длину (рис. 5, *2*). Затем постепенно в них разрушаются протопласт и ядро. В зрелом семени кроме эпидермы сохраняется субэпидермальный слой из тонкостенных клеток и агглютинированные остатки стенок внутренних слоев (рис. 5, *4*).

В халазальной зоне нуцеллуса при участии слоев базальной и латеральной областей формируется подиум бокаловидной формы (рис. 2, *2*). Верхняя граница подиума находится на уровне антипод зародышевого мешка. Подиум образован 7—9 слоями таблитчатых клеток. В процессе развития семени клетки подиума вытягиваются в длину. После стадии раннего сердечковидного зародыша часть их вблизи эндоспермального гаустория разрушается, а в остальных 2—3 слоях происходит лигнификация клеточных оболочек (рис. 5, *5*).

Следует остановиться на динамике накопления крахмала в клетках нуцеллуса. До оплодотворения крахмал аккумулируется преимущественно в латеральной области нуцеллуса и в клетках зародышевого мешка. В промежутке между оплодотворением и делением зиготы крахмал исчезает из клеток нуцеллуса и обнаруживается главным образом в формирующемся эндосперме и зиготе. К стадии раннего глобулярного зародыша отмечается новый пик в накоплении крахмала в клетках латеральной области нуцеллуса (рис. 3, *1, 2*). Это состояние нуцеллуса длится до стадии позднего глобулярного зародыша (ей соответствует сформированный эндосперм) и может быть сравнимо с формированием перисперма (транзиторного перисперма; Juel, 1907). В дальнейшем крахмал исчезает из клеток нуцеллуса и эндосперма (нуцеллус и эндосперм постепенно разрушаются) и накапливается в развивающемся зародыше.

Таким образом, исходя из специфики генезиса нуцеллуса можно выделить ряд особенностей в развитии крассинуцеллятного семязачатка *Ceratophyllum demersum*: 1) в нуцеллусе топографически выделяются многослойные апикальная, базальная и латеральная области; 2) нуцеллус разрушается после оплодотворения; 3) в примордии семязачатка формируются 2 инициальных слоя латеральной области нуцеллуса, за счет периклинальных клеток которых латеральная область с самых ранних стадий развития дифференцирована на 2 части — наружную и внутреннюю. Эти особенности свидетельствуют о том, что развитие крассинуцеллятного семязачатка у изученного вида укладывается в рамки компликатной вариации (Шамров, 1994а; Shamrov, 1996).

Халаза. Возникновение интегумента в апикальной части примордия свидетельствует о том, что у роголистника семязачаток является пахихалазальным. Семязачатки и семена с пахихалазой (массивной халазой) характеризуются тем, что халаза занимает их основную часть. Однако у роголистника пахихалазия выражена не так резко, и степень ее выраженности варьирует. На ранних стадиях развития (рис. 1, *12, 13*) халаза занимает примерно 2/3 семязачатка. В дальнейшем преимущественное развитие получает апикальная область семязачатка, однако и в сформированном семязачатке видно, что место соединения нуцеллуса и интегумента располагается еще довольно высоко (рис. 2, *2*). После оплодотворения признаки пахихалазии как бы сглаживаются, и доля халазы в построении семени уменьшается до соотношения, характерного для семязачатков и семян с «нормальной» халазой (мезохалазой; Шамров, 1997) (рис. 3, *1*; 4 *1*).

Таким образом, на основании принципа пространственно-временно́й координации в развитии структур семязачатка и семени можно сделать вывод о том, что формирование и строение пахихалазы у *C. demersum* происходят в рамках ювенильной вариации (Шамров, 1994в).

В халазу входит проводящий пучок, который в виде воронки подходит к клеткам гипостазы. Халаза почти полностью (в виде 3—11 слоев клеток со слабо утолщенными клеточными стенками) сохраняется в зрелом семени, входя в состав семенной кожуры (рис. 5, *5, 7*).

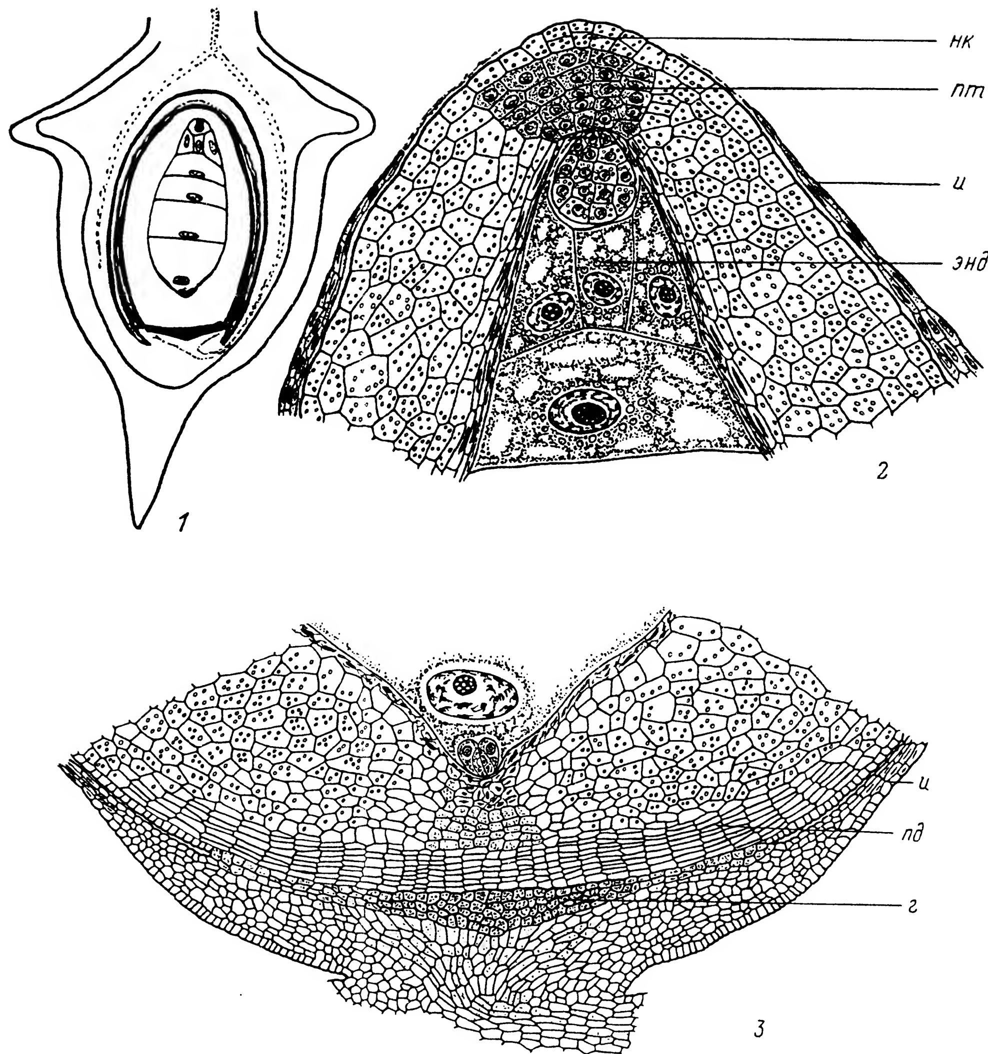


Рис. 3. Семя на стадии глобулярного зародыша.

1 — схема, *2* — микропилярная часть семени, *3* — халазальная часть семени; в клетках гипостазы начинает откладываться крахмал и формируются лигнифицированные оболочки. *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Следующей особенностью строения семязачатка роголистника является отсутствие фуникулуса. Ткани плаценты непосредственно переходят в ткани халазы, образуя единую структуру — плацентохалазу (рис. 2, *2, 3*); семязачаток является афуникулярным (Шамров, 1994).

Гипостаза. В семязачатке в основании нуцеллуса (непосредственно под клетками подиума) дифференцируется гипостаза. В сформированном семязачатке она располагается в форме чаши и представлена 2—3 слоями тонкостенных клеток (рис. 2, *2*). После оплодотворения число слоев в центральной части гипостазы увеличивается до 3—5. Именно в клетках центральной части на стадии раннего глобулярного зародыша появляется крахмал, а после его исчезновения происходит лигнификация клеточных оболочек (рис. 3, *3*). Со стадии позднего глобулярного зародыша в клетках

н

и

энд

г

1

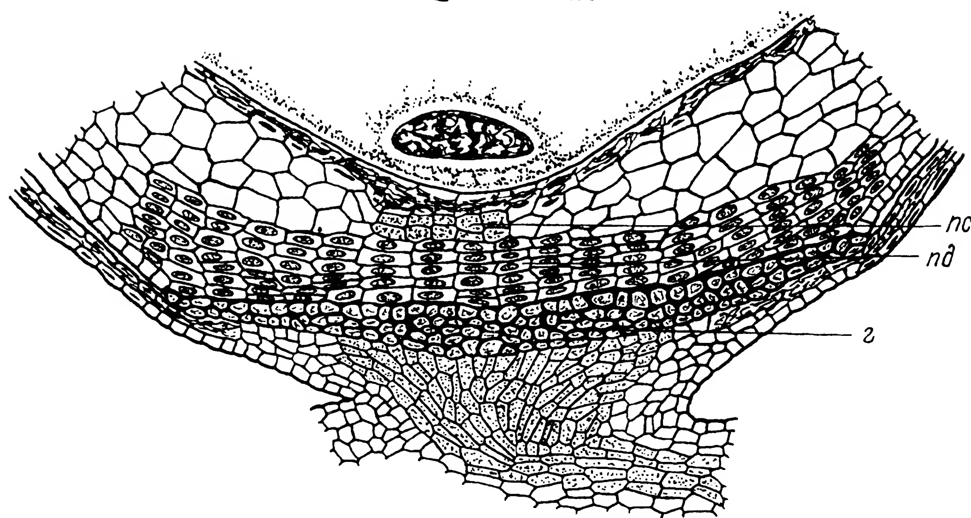
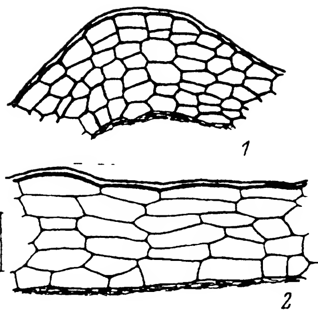
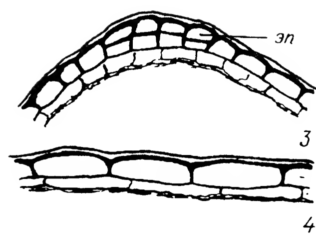
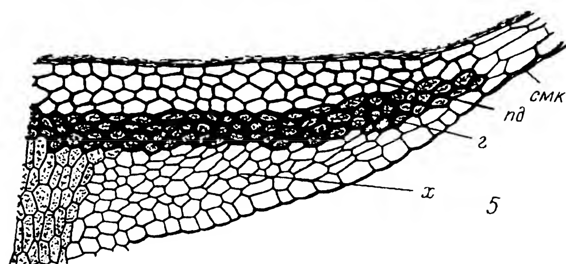


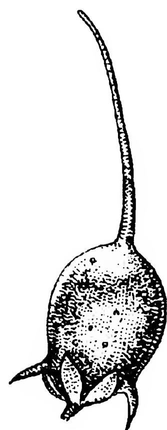
Рис. 4. Семя на стадии раннего сердечковидного зародыша.

1 — схема; *2* — халазальная часть семени; клетки гипостазы с лигнифицированными оболочками заполнены танинами. Обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка: *1* — 0.1 мм.









х
г
энд
сд
н
пч
прп
7

гипостазы обнаруживаются танины (рис. 4, *2*). В зрелом семени гипостаза сохраняется (рис. 5, *7*).

Развитие остальных эмбриональных структур у *C. demersum* было подробно изучено ранее. Приведем лишь их краткую характеристику. Археспорий одно-многоклеточный. В случае дифференциации нескольких археспориальных клеток мы наблюдали развитие в одном семязачатке нескольких мегаспороцитов (рис. 1, *12*) и зародышевых мешков (рис. 2, *1*). Однако нормальным формируется один зародышевый мешок, а остальные дегенерируют. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Эндосперм целлюлярный, в зрелом семени сохраняется в виде пленки. Эмбриогенез происходит в соответствии с Asterad-типом. Зрелый зародыш крупный, хорошо дифференцирован и занимает основную часть зрелого семени (рис. 5, *7*).

Обсуждение

Как уже было отмечено, генезис примордия семязачатка и особенности дифференциации структур семязачатка у представителей сем. *Ceratophyllaceae* ранее не были изучены. Настоящее исследование показало, что примордий семязачатка у *C. demersum* возникает преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермы плаценты. Его дифференциация и возникновение структур имеют следующие особенности: 1) морфологической дифференциации на структуры предшествует дифференциация тканей будущих структур; 2) интегумент образуется в апикальной части примордия семязачатка выше уровня гипостазы, что коррелирует в дальнейшем с формированием пахихалазы; 3) образование интегумента происходит за счет эпидермальных (верхняя часть) и субэпидермальных (средняя и нижняя части) инициалей; 4) отсутствие фуникулуса в семязачатке компенсируется формированием особой структуры — плацентохалазы.

Все указанные особенности могут быть поняты, если для обсуждения привлечь данные по строению семязачатка и семени у близкородственных таксонов (пор. *Nymphaeales* — семейства *Barclayaceae, Cabombaceae, Nymphaeaceae*; пор. *Nelumbonales* — сем. *Nelumbonaceae*) (Батыгина, 1982; Батыгина и др., 1991; Titova et al., 1993). Несомненно, что пор. *Ceratophyllales* по ряду признаков является более продвинутым среди других нимфейных. Учитывая критерии примитивности и продвинутости (Тахтаджян, 1964, 1966; Поддубная-Арнольди, 1976), можно наметить основную линию эволюционных преобразований женских генеративных структур в группе нимфейных: полимерно-апокарпный гинецей (сем. *Cabombaceae*) — мономерно-апокарпный гинецей; анатропный семязачаток — ортотропный семязачаток; битегмальный семязачаток — унитегмальный семязачаток; семязачаток с мезохалазой — семязачаток с пахихалазой; фуникулярный семязачаток — афуникулярный семязачаток; семя с маленьким зародышем, скудным эндоспермом и обильным периспермом — семя с крупным зародышем, остатками эндосперма и без перисперма; семя с многослойной семенной кожурой — семя без семенной кожуры. Следует подчеркнуть, что ряд признаков является общим для порядков *Ceratophyllales* и *Nelumbonales*: семязачаток крассинуцеллятный, с пахихалазой (у *Nelumbo nucifera* семязачаток экзопахихалазальный (Шамров, 1994в), на основании анализа данных, приведенных в ряде работ — Батыгина, 1981; Батыгина и др., 1982, 1983); семя с крупным зародышем, без перисперма, с остатками эндосперма.

Рис. 5. Семя на поздних стадиях развития.

1, 2 — строение нуцеллуса в микропилярной (*1*) и средней (*2*) частях семени на стадии раннего сердечковидного зародыша; *3, 4* — строение нуцеллуса в микропилярной (*3*) и средней (*4*) частях зрелого семени; *5* — халазальная часть зрелого семени; *6, 7* — плод и семя. *пч* — почечка, *сд* — семядоли, *смк* — семенная кожура, *х* — халаза, *эп* — эпистаза. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4. Масштабная линейка: *2* — 0.03 мм.

Эволюционные преобразования в развитии семязачатка *C. demersum* можно объяснить исходя из представлений А. Л. Тахтаджяна (1964, 1980) и Э. С. Терехина (1991) о модусах (способах) морфологической эволюции. Одним из них является олигомеризация гомологичных структур. Возникновение единственного интегумента можно объяснить сближением субэпидермальных инициалей наружного интегумента и эпидермальных инициалей внутреннего интегумента. В результате таких преобразований апикальная часть интегумента *C. demersum* соответствует внутреннему интегументу, а средняя и базальная части — наружному интегументу битегмального семязачатка нимфейных (Шамров, 1994а, б).

Одним из модусов морфологической эволюции является объединение гомологичных структур в результате конгенитального срастания. В семязачатке *C. demersum* формируется пахихалаза, возникновение которой происходит, вероятно, в результате конгенитального срастания оснований нуцеллуса и интегумента и последующего сдвига места возникновения единственного интегумента в апикальную часть примордия семязачатка. В эволюционных преобразованиях семязачатка *C. demersum* имела место и редукция структур — редукция фуникулуса, функции которого стала выполнять специфическая структура плацентохалаза.

Отметим еще ряд особенностей в развитии семязачатка и семени *C. demersum*. Впервые для сем. *Ceratophyllaceae* в нуцеллусе *C. demersum* обнаружены такие специализированные структуры, как подиум и постамент. Они, так же как и гипостаза, имеют свой генезис, а их значение трудно переоценить в системе семязачатка при анализе сопряженного развития эмбриональных структур и окружающих соматических тканей (Shamrov, 1992а; Шамров, 1994а, д—ж).

У *C. demersum* обнаружено своеобразие в строении семенной кожуры в зрелом семени. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что семенная кожура формируется за счет эпидермы нуцеллуса, оболочки клеток которой в зрелом семени одревесневают (Strasburger, 1902; Каден, 1953; Wood, 1959, и др.). Исследование, проведенное нами (Шамров, Батыгина, 1988; настоящее исследование), показало, что интегумент облитерируется в процессе развития, и от него в зрелом семени остается только тонкая кутикулярная пленка. Защитную функцию семени на большом протяжении выполняют толстостенные клетки эпидермы нуцеллуса; на микропилярном полюсе семени имеется специфическая структура — эпистаза, а на халазальном полюсе — сохраняющиеся слои клеток халазы, подиума и гипостазы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Семейство *Nelumbonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 116—120.

Батыгина Т. Б. О положении порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* в системе покрытосеменных растений (по данным эмбриологии) // Матер. VI Моск. совещ. по филоген. раст. М., 1982. С. 18—21.

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 311—325.

Батыгина Т. Б., Титова Г. Е., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология нимфейных (*Nymphaeales* s. l.) в связи с вопросами их филогении и систематики // Матер. VIII Моск. совещ. по филоген. раст. М., 1991. С. 11—14.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1179—1183.

Дженсен У. А. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Каден Н. Н. Плоды и семена среднерусских роголистниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 38. № 3. С. 82—85.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976. 507 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Семязачаток // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 49—53.

Терехин Э. С. Проблемы онтогенеза семенных растений // Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. 69 с.

Уранов А. А. Растение и среда // Жизнь растений. М., 1974. Т. 1. С. 58—98.

Шамров И. И. Эмбриология семейства *Ceratophyllaceae* (роголистниковые) в связи с его систематическим положением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994а. 36 с.

Шамров И. И. Интегумент // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции (отв. ред. Т. Б. Батыгина). СПб., 1994б. Т. 1. С. 150—153.

Шамров И. И. Халаза // Там же. 1994в. С. 163—165.

Шамров И. И. Фуникулус // Там же. 1994г. С. 165—166.

Шамров И. И. Подиум // Там же. 1994д. С. 169—170.

Шамров И. И. Постамент // Там же. 1994е. С. 171—172.

Шамров И. И. Транспорт метаболитов в развивающемся семязачатке // Там же. 1994ж. С. 258—261.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства *Ceratophyllaceae* // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1328—1335.

Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Семейство *Ceratophyllaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2. С. 153—156 .

Juel H. O. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata* // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala. 1907. Bd 4. H. 1. S. 1—41.

Shamrov I. I. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 501—502.

Shamrov I. I. Classification of ovules based on development and structure of the nucellus // Abstr. 14th Intern. Congr. of Sexual Plant Reproduc. Lorne, Victoria, Australia, 1996. P. 47.

Strasburger E. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen // Jahrb. Wiss. Bot. 1902. Bd 37. H. 3. S. 477—526.

Titova G. E., Shamrov I. I., Batygina T. B. Comparative embryology of *Nymphaeales* s. l. in relation to phylogeny and taxonomy // Abstr. XV Intern. Bot. Congr. Yokohama, 1993. P. 235.

Wood C. E. The genera of the *Nymphaeaceae* and *Ceratophyllaceae* in the Southeastern United States // J. Arnold Arboretum. 1959. Vol. 40. N 1. P. 94—112.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 IV 1996

SUMMARY

The ovule and seed development and dynamics of their structures were investigated. In *Ceratophyllum demersum* the ovular primordium is formed due to periclinal divisions of subepidermal cells and, to a lesser extent, periclinal and anticlinal divisions of third-fourth layer of placenta. Thereafter the outer derivatives of subepidermal cells become the archesporial cells (the central outer cells) and the initial cells of nucellus lateral region (lateral outer cells) while the inner ones form the initials of basal portion of region. The ovule is orthotropous, crassinucellate (complicated variation) and unitegmic. The parietal tissue (apical region of nucellus), nucellar cap, podium and postament are differentiated in the nucellus. The integument is derived from the epidermal and subepidermal initials. The hypostase is differentiated at the base of the podium. It is 3—5-layered. Initially its cells have thin walls, later, after fertilization, they become lignified and accumulate tannins. The ovule is pachychalazal (juvenule variation) and afunicular (the funiculus is absent). The integument cells are destroyed. The seed coat is preferably formed by the outer thick-walled cells of the nucellus. The cells of the nucellar cap (epistase) at the micropylar pole and those of the hypostase, podium and chalaza at the chalazal pole persist in the mature seed.

The archesporium and sporogenous tissue are multicellular. In the ovules many some megasporocytes and then embryo sacs may develop. But only single embryo sac is usually normal. The endosperm is cellular. The embryo develops by Asterad type. In mature seed it is very large and consists of two cotyledons, plumule, reduced hypocotyl and radicle.

УДК 581.16 : 582.532

© Э. С. Терехин, С. И. Чубаров, В. О. Романова

К АНТЭКОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*). СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ И СИСТЕМЫ СКРЕЩИВАНИЯ

E. S. TERYOKHIN, S. I. CHUBAROV, V. O. ROMANOVA. ON THE ANTHECOLOGY OF THE SPECIES OF *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*). THE MODES OF POLLINATION AND SYSTEMS OF CROSSING

У 13 видов рдестов северо-запада России изучены способы опыления и системы скрещивания. По способам опыления исследованные виды представлены 4 группами: преимущественно анемофильными (*P. natans*) и анемоэпигидрофильными (*P. lucens* и др.) из подрода *Potamogeton*, а также преимущественно эпигидрофильным видом (*P. pectinatus*) и облигатно гипогидрофильным видом (*P. filiformis*) из подрода *Coleogeton*. Всем изученным видам свойственна дихогамия в форме протогинии. По системам скрещивания исследованные виды разделяются на преимущественно ксеногамные, с возможным механизмом самонесовместимости гаметофитного типа (*P. lucens* и др.); преимущественно автогамные, самосовместимые (*P. alpinus, P. compressus*) и автогамно-ксеногамные (гипогидрофильный вид *P. filiformis*). Для подводноцветущих популяций *P. obtusifolius* (из подрода *Potamogeton*) характерен переход к агамоспермии. Обсуждаются возможные пути эволюции способов опыления и систем скрещивания в роде *Potamogeton* на основе формирования новых структурно-функциональных адаптивных комплексов.

К настоящему времени антэкология рдестов (*Potamogeton* L.), одной из биологически интересных и экономически значимых групп водных погруженных растений, изучена недостаточно. Относительно полные данные имеются лишь для отдельных видов (Daumann, 1963; Philbrick, Anderson, 1987; Guo, Cook, 1989, 1990; Wijk, 1989; Teryokhin, 1994; Терехин, 1996; Терехин, Чубаров 1996).

C. Philbrick и G. Anderson (1987) отметили, что накопление сведений по антэкологии рдестов происходит главным образом на основе случайных полевых наблюдений. У ряда анемофильных видов были обнаружены популяции с подводным цветением, что позволило предположить существование у них специальных механизмов для осуществления гипогидрофилии (подобных таковым у *Potamogeton filiformis* Pers.) или агамоспермии. Агамоспермия в форме Taraxacum-типа диплоспории гаметофитного апомиксиса была действительно обнаружена у подводноцветущей популяции *P. obtusifolius* Mert. et Koch. (Teryokhin, 1994).

Довольно разноречивы сообщения о видах со сложными формами опыления. Так, например, у *P. pectinatus* L. в качестве основного способа опыления описана эпигидрофилия (Wijk, 1989). Однако имеются данные и об участии гипогидрофилии в процессе опыления у этого вида (Guo, Cook, 1989). Вместе с тем было выяснено, что гипогидрофилия требует особых механизмов не только для собственно процесса опыления (Philbrick, Anderson, 1987), но и для вскрывания тек пыльников (Teryokhin, 1996).

Недавно было отмечено, что сведения об уровнях самоопыления и других параметрах систем скрещивания для погруженных водных растений практически отсутствуют (Barret et al., 1993). В этой связи нами было предпринято исследование способов опыления и систем скрещивания у видов рдестов северо-запада России. Использованный в настоящей работе термин «системы скрещивания» введен нами в связи с тем, что для большинства видов рдестов характерны сложные способы скрещивания (обычно сочетание авто- и ксеногамии). Равным образом для них характерны и сложные способы опыления (например, сочетание анемо- и эпигидрофилии), что в сущности представляет собой «систему опыления».

Как отметили К. Фегри и Л. Пэйл (1982), у ветроопыляемых видов водных растений с обоеполыми цветками только дихогамия или несовместимость могут предотвратить самооплодотворение. Поэтому в настоящем исследовании изучению дихогамии было уделено основное внимание (с учетом явлений гидрофилии). В связи с существенными различиями в семенной продуктивности у ряда видов в естественных условиях и при принудительном самоопылении, а также некоторыми различиями в формах протогинии, характерной для всех изученных видов, на примере *P. lucens* L. был апробирован тест на самонесовместимость. Существенная роль самонесовместимости при высоком уровне ксеногамии у ряда видов рдестов тем более вероятна, что в результате эмбриологических исследований рдестов (*P. lucens, P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L. и *P. pusillus*) у них обнаружено нормальное образование мужских и женских гамет, а также протекающие обычным образом двойное оплодотворение и развитие структур семени (Камелина, 1990). Высокая стерильность пыльцы и партогенетическое развитие зародышей оказались характерными только для подводноцветущих популяций *P. obtusifolius* из подрода *Potamogeton*.

Материал и методы

Исследовано 13 видов из рода *Potamogeton* (табл. 1). Антэкологические наблюдения проводили в местах их обитания, а также в лабораторных условиях на отдельных растениях, пересаженных из природных популяций в стеклянные сосуды емкостью 10 л с водой из места обитания локальной популяции. Экспериментальную

ТАБЛИЦА 1

Исследованные виды родов *Potamogeton* и *Groenlandia*

№	Виды	Места наблюдений и сбора материала
1	*Potamogeton alpinus* Balb.	Оз. Отрадное (Карельский перешеек, Ленинградская обл.) Водосборные пруды Нового Петергофа (Ленинградская обл.)
2	*P. compressus* L.	Оз. Отрадное
3	*P. crispus* L.	Водосборные пруды Нового Петергофа
4	*P. friesii* Rupr.	То же
5	*P. filiformis* Pers.	Протока водосборных прудов Нового Петергофа Оз. Донцо (Ленинградская обл.)
6	*P. gramineus* L.	Оз. Отрадное
7	*P. lucens* L.	То же
8	*P. natans* L.	» »
9	*P. obtusifolius* Mert. et Koch.	» »
10	*P. pectinatus* L.	Водосборные пруды Нового Петергофа
11	*P. perfoliatus* L.	Оз. Отрадное. Р. Волхов (Ленинградская обл.)
12	*P. pusillus* L.	Водосборные пруды Нового Петергофа. Пруд Ботанического сада БИН (Санкт-Петербург)
13	*P. trichoides* Cham. et Schlecht.	Пруд (Парк интернационалистов, Санкт-Петербург)
14	*Groenlandia densa* (L.) Fourr. (= *P. densus* L.)	Протоки рыбозаводных прудов (пос. Траку-Воке, Литовская Республика)

работу по принудительному опылению проводили на растениях в сосудах, разделенных фанерными щитками (40 × 80 см) или расстоянием 3—5 м между сосудами либо расположенных в разных помещениях. Температура в экспериментальных сосудах была на 2—5°С выше температуры воды в естественном местообитании популяции.

Принудительное самоопыление и перекрестное опыление проводили в начале стадии пыления путем стряхивания пыльцы на бумагу и немедленного обсыпания этой пыльцой рылец всех цветков на соцветии. Развитие бутонов, цветков и стадии цветения наблюдали ежедневно дважды в день (в 10 и 18 ч) с помощью ручной лупы или в необходимых случаях с помощью бинокулярного микроскопа МББ. Готовность рылец к функционированию определяли по их размеру, форме, цвету, положению околоцветника и появлению слизи на их поверхности. Дополнительно использовали метод прилипания к рыльцу кусочков бумаги (1 $мм^2$). Сроки окончания функционирования рылец определяли по их «побурению», подсыханию и утрате формы.

Степень самостерильности соцветий определяли по результатам развития завязей и плодиков после принудительного самоопыления. Предположение о типе самонесовместимости в роде *Potamogeton* было выработано на основе анализа совокупности признаков того или иного типа самонесовместимости: типа рыльца, типа столбика, типа пыльцевого зерна (Heslop-Harrison, Shivanna, 1977), а также по результатам флюоресцентного анализа роста пыльцевых трубок в рыльцевой ткани *P. lucens* с использованием анилинового синего (Вишнякова, 1989).

Результаты исследования

По результатам наших наблюдений в природных локальных популяциях и с учетом литературных данных (Ascherson, Graebner, 1907; Daumann, 1963; Proctor, Yeo, 1973; Philbrick, Anderson, 1987; Philbrick, 1988, 1991; Guo, Cook, 1989, 1990; Wijk, 1989; Teryokhin, 1994, 1996, и др.), исследованные виды рдестов по способам опыления отчетливо разделяются на 4 группы (табл. 2): 1) преимущественно анемофильные виды; 2) анемофильно-эпигидрофильные виды; 3) преимущественно эпигидрофиль-

ТАБЛИЦА 2

Способы опыления и типы агамоспермии у видов *Potamogeton*

Подрод	Вид	Анемофилия	Гидрофилия		Общая характеристика способа опыления
			эпи-	гипо-	
Potamogeton	*P. alpinus*	+	–	–	Преимущественно анемофильные виды
	P. natans	+	–	–	
	P. lucens	+	+	–	Анемофильно-эпигидрофильные виды
	P. gramineus	+	+	–	
	P. perfoliatus	+	+	–	
	P. compressus	+	+	–	
	P. friesii	+	+	–	
	P. pusillus	+	+	–	
	P. trichoides	+	+	–	
	P. obtusifolius	–	–	–	Гаметофитный апомикт (диплоспория Taraxacum-типа)
Coleogeton	*P. pectinatus*	–	+	?	Преимущественно эпигидрофильный вид
	P. filiformis	–	–	+	Облигатно гипогидрофильный вид

ный вид *P. pectinatus*; 4) облигатно гипогидрофильный вид *P. filiformis*. Всем исследованным видам свойственна дихогамия в форме протогинии. Переход к подводному цветению двух исследованных популяций *P. obtusifolius* (из подрода *Potamogeton*) обусловлен агамоспермией.

Особенности организации репродуктивных структур у *P. pectinatus* и *P. filiformis* из подрода *Coleogeton* указывает на то, что гидрофильное опыление у этих видов — результат длительных эволюционных адаптивных изменений. Об этом свидетельствуют, в частности, значительные различия в строении, форме и типе роста оси и ножки соцветия во время цветения в сравнении с анемофильными видами (Терехин, Чубаров, 1996).

I. Способы опыления

В связи с протогинией цветков рдестов (Ascherson, Graebner, 1907; Daumann, 1963, и др.) описание процессов развития цветков и соцветий, цветения и опыления у исследованных видов полезно разделить на отдельные этапы (стадии). R. Wijk (1989) выделил стадии развития и функционирования структур цветка и развития плодов у *P. pectinatus*. Однако его классификация представляется нам недостаточно четкой для подробного описания процессов цветения и опыления. Мы считаем поэтому более удобным для исследования и описания несколько иное подразделение этих процессов.

Формирование соцветия («стадия бутонизации»). Формирование соцветия до стадии полного или почти полного развития бутонов происходит в пазухе двух кроющих чешуй на вершине оси репродуктивного побега. Поскольку эта стадия не относится к собственно цветению, а является морфогенетической подготовкой к нему, мы не исследовали ее подробно. Тем не менее наши данные показывают, что эта стадия продолжается примерно 1 или 2 нед (что зависит от величины соцветия и окружающих условий, например температуры воды). Окончание этой стадии сопровождается образованием более или менее выраженного цветоноса («ножки») соцветия. Степень «созревания» бутонов в этот период может иметь значение для времени начала функционирования рылец в женской стадии цветения.

Стадия выхода соцветия из пазухи кроющих чешуй («стадия выхода»). Она характеризуется прежде всего резким ускорением интеркалярного роста цветоноса (который выдвигает соцветие из пазухи кроющих чешуй), а затем негативно геотропическим изгибанием цветоноса у видов-анемофилов и анемоэпигидрофильных видов (из подрода *Potamogeton*) в ее центральной части. Изгибание ножки соцветия — это один из главных признаков адаптации к анемофилии, позволяющей фиксировать соцветие над поверхностью воды.

У некоторых видов, например у *P. perfoliatus* и *P. alpinus*, соцветие выходит из пазухи кроющих листьев с закрытыми бутонами. Листочки околоцветника у бутонов слегка расходятся на вершине, приоткрывая рыльца, лишь после полного выхода соцветия из пазухи и начала изгибания его ножки. У *P. compressus* это происходит через сутки после выхода соцветия из пазухи. Рыльца в этот период еще заканчивают свое формирование, и о его окончании можно судить, когда они определенно приподнимаются над листочками околоцветника, меняя размеры, форму и цвет. У *P. perfoliatus* рыльца появляются из-под листочков околоцветника уже вполне сформированными.

С другой стороны, у *P. natans, P. gramineus, P. pusillus, P. friesii* и *P. trichoides* листочки околоцветника расходятся на верхушке бутона уже в процессе выхода соцветия из пазухи кроющих чешуй, но рыльца в этот период еще не вполне сформированы. У *P. lucens* и *P. obtusifolius* развитые рыльца появляются из-под листочков околоцветника, когда соцветие в значительной части еще находится в

пазухе кроющих листьев. В этот период у всех вышеперечисленных видов цветки плотно прижаты друг к другу.

Несколько иная картина наблюдается у гидрофильных видов из подрода *Coleogeton*. Как у *P. filiformis*, так и у *P. pectinatus* быстрый интеркалярный рост ножки соцветия сопровождается и началом интеркалярного роста оси соцветия, так что в период выхода из пазухи кроющих чешуй базальная мутовка цветков уже оказывается отделенной от других выше расположенных по оси соцветия мутовок цветков расстоянием около 1 мм. Напомним, что рост ножки и оси соцветия у гидрофильных видов нейтрально-геотропичный (Терехин, Чубаров, 1996).

«Женская» стадия цветения. «Женская» стадия цветения у изученных видов распадается на 2 фазы, уловить четкую границу между которыми не представляется возможным. В табл. 3 приведены данные о продолжительности «женской» стадии у изученных видов.

Продолжительность «женской» стадии в естественных и в лабораторных условиях довольно близка по времени, несмотря на более высокую температуру воды, в которой содержались растения в условиях лаборатории.

«Женская» стадия цветения инициируется на соцветии (у всех исследованных видов) в акропетальной последовательности. В первой фазе «женской» стадии цветения у видов из подрода *Potamogeton*, адаптированных к анемофилии или к анемоэпигидрофилии, цветки остаются плотно сомкнутыми на оси соцветия. Вторая фаза у них одновременно является подготовкой к стадии «пыления». В это время мутовки цветков и цветки в каждой мутовке начинают «расходиться» (отдаляться друг от друга) на соцветии вследствие интеркалярного роста его оси. При этом начинают отгибаться кнаружи и листочки околоцветников, обнажая экстрорзные пыльники, теки которых еще остаются закрытыми.

У гидрофильных видов, например у гипогидрофильного *P. filiformis*, ножка и ось соцветия значительно разрастаются ко времени начала цветения, и мутовки цветков

ТАБЛИЦА 3

Продолжительность стадий цветения видов рода *Potamogeton* в лабораторных условиях (в скобках указаны данные наблюдений в естественных условиях)

Вид	Женская стадия	Стадия пыления
	время, сут	
*Potamogeton alpinus**	2—3	2—3
*P. compressus**	1—2	1—2
P. compressus (в водной среде)	4 и более	***
P. crispus	2	1
P. friesii	2	2
P. gramineus	1—2 (2—3)	1—2 (1—2)
P. lucens	2—3 (2—3)	2—3 (2)
P. natans	2—3 (2—3)	2—3 (2—3)
*P. perfoliatus**	2—4 (2—5)	1—2 (2—3)
P. pusillus	1—2	1—2
*P. trichoides**	1—2	1—2
*P. obtusifolius***	1—4	1—2
P. obtusifolius (подводное цветение)	1—4	***
P. filiformis (подводное цветение)	2—3	1—2
P. pectinatus	2	2

Примечание. * — виды, у которых женская стадия продолжается во время и, возможно, после окончания стадии пыления. ** — данные получены при искусственной фиксации соцветий над поверхностью воды. *** — пыльники остаются закрытыми.

(но не отдельные цветки) к этому времени значительно расходятся вдоль оси соцветия, так что расстояние между базальной и средней мутовками составляет примерно 19 мм и более, а между средней и апикальной — 8—9 мм или более. Общая длина соцветия с его ножкой может достигать в этот период 95 мм, но иногда и значительно больше. Скорость интеркалярного роста оси соцветия и цветоноса достигает 0.5 мм/ч. Во время цветения ось соцветия представляет собой нитевидное образование, колеблющееся при малейшем движении воды. Тем не менее «женская» стадия цветения у этих видов также разделена на 2 фазы, различающиеся по положению долей околоцветника в цветке.

Стадия пыления. Мы не называем стадию пыления «мужской» стадией, в связи с тем что она лишь у *P. lucens* действительно соответствует, по-видимому, «мужской» стадии цветения, тогда как для большинства исследованных видов является в сущности обоеполой стадией частично или полностью.

В отличие от «женской» стадии цветения (адаптация к перекрестному опылению) стадия пыления является в сущности приспособлением и к перекрестному опылению, и к самоопылению. Плоскость листочков околоцветника в период пыления выгнута кнаружи, и они располагаются таким образом, что направляют часть пыльцы из раскрывшихся тек пыльников на рыльца собственного цветка, а другую (бо́льшую) часть на рыльца других цветков своего и других растений. При этом анемофильно-эпигидрофильное опыление, свойственное большинству изученных видов, очевидно, способствует более эффективному использованию пыльцы в связи с ее гидрофобностью (Daumann, 1963).

Следует заметить, что вскрывание продольной щелью тек пыльников у анемофильных и у анемофильно-эпигидрофильных видов связано с их положением над поверхностью воды и высыханием субэпидермального фиброзного слоя (эндотеция) стенок смежных пыльцевых гнезд (стенки теки).

Проведенные нами опыты показывают, что теки пыльников у анемофильно-эпигидрофильного вида *P. compressus* и у подводноцветущей популяции *P. obtusifolius* не способны раскрываться в водной среде. При искусственном положении над водой теки пыльников у этих видов регулярно вскрывались.

Стадия пыления у всех изученных видов длится от 1 до 2, реже 3 сут (табл. 3). Биологическое значение этой стадии различно у исследованных видов. У *P. lucens* — вида с ясно выраженной самостерильностью — все или почти все рыльца на соцветии увядают (или даже подсыхают) ко времени начала стадии пыления. Поэтому можно считать, что у *P. lucens* процесс цветения состоит из двух стадий — «женской» и «мужской». У некоторых видов (*P. alpinus, P. compressus, P. perfoliatus, P. pusillus* и *P. trichoides*) рыльца сохраняют свежесть и способность к восприятию пыльцы значительно дольше, в течение всей стадии пыления, а иногда и после ее окончания. Таким образом, в этих случаях процесс цветения также разделяется на «женскую» стадию и стадию пыления, но собственно «женская» стадия может продолжиться и после начала стадии пыления, что и обусловливает функциональную обоеполовость в этот период.

Интересно, что у *P. alpinus* (исключительный случай почти облигатного самоопыления) ко времени начала пыления цветки на соцветии расходятся, а листочки околоцветника при пылении почти не раскрываются, обеспечивая максимальное самоопыление. У *Groenlandia densa* (= *Potamogeton densus*), по нашим наблюдениям, при пылении вскрывается вначале верхняя часть каждой теки пыльника, образуя при этом некоторое подобие трубки, направленной вверх в сторону рылец собственного цветка. Пыльца же из нижней части теки может распространяться, как и у других видов рдестов, минуя рыльца своего цветка. Отличие еще и в том, что у *G. densa* листочки околоцветника не образуют подобия чаши, как у рдестов. Лишь верхняя часть долей околоцветника изгибается в сторону рылец, указывая направление движению пыльцы. Экстрорзные пыльники анемофильных и анемофильно-эпигидрофильных рдестов (*Potamogeton lucens* и др.) во время вскрывания тек обычно

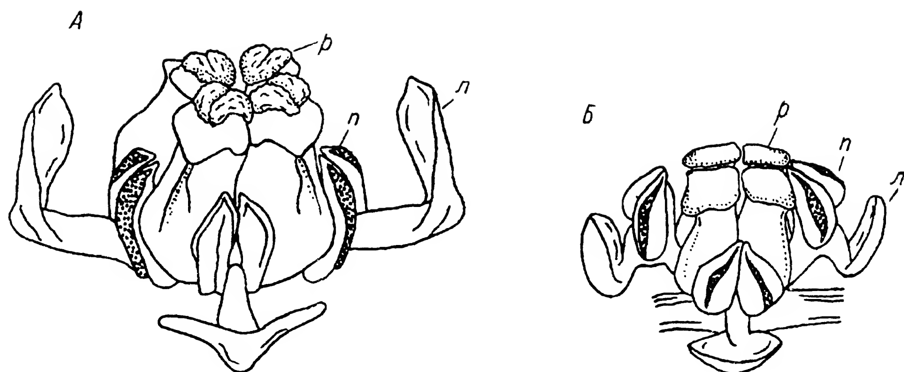


Рис. 1. Положение зрелых пыльников в цветке.

А — *Potamogeton lucens*; *Б* — *P. filiformis*. *л* — листочек околоцветника, *п* — пыльник, *р* — рыльце пестика.

располагаются вдоль пестиков (рис. 1, *А*). Возможно, что частичная гипогидрофилия у *P. pectinatus* обеспечивается вскрыванием тек пыльников в воздушной среде обычным образом, с последующим переходом части цветков в подводное положение вследствие движения воды и изменений в положении соцветия.

Принципиально иная картина наблюдается у гипогидрофильного вида *P. filiformis*. У этого вида действует иной механизм вскрывания тек пыльников (Teryokhin, 1996). Теки у *P. filiformis* вскрываются очень постепенно, продольной щелью, под воздействием образующегося в каждой еще закрытой теке воздушного пузырька. Воздушный пузырек (по 1 в каждой теке) постепенно увеличивается, удерживая на своей поверхности пыльцу из теки, и все более распространяется вдоль образующейся щели теки, способствуя ее вскрыванию и выступая наружу сначала в средней части теки, а затем и по всей ее длине. При этом положение пыльников в цветках *P. filiformis* иное, чем в цветках анемофильных видов (рис. 1, *Б*). Теки пыльника располагаются здесь почти поперечно продольной оси цветка и своим концом часто касаются края ближайшего к ним рыльца. Таким образом, пыльца из открывшейся теки в первую очередь попадает на рыльца собственного цветка — происходит самоопыление. В дальнейшем этот пузырек воздуха (или его части) отрывается от теки и, продвигаясь в обычно подвижной водной среде, по-видимому, достаточно эффективно способствует или гейтоногамии, или перекрестному опылению.

II. Системы скрещивания

Особенности цветения рдестов (дихогамия в форме протогинии) и способы абиотического опыления (анемофилия, анемоэпигидрофилия, эпигидрофилия и гипогидрофилия) не определяют сами по себе систему скрещиваний, хотя и способствуют (посредством разного рода адаптаций) осуществлению того или иного их типа. У *P. lucens* особенности дихогамии, по-видимому, в наибольшей степени способствуют перекрестному опылению, тогда как некоторые особенности поведения листочков околоцветника у дихогамного же вида *P. alpinus* способствуют в большей степени автогамии, нежели ксеногамии. Длительное функционирование рылец, перекрывающее время стадии пыления — очевидная тенденция к усилению эффективности самоопыления на фоне более общей адаптации к протогинии. Протогиния свойственна даже агамоспермной популяции *P. obtusifolius*, где она фактически полностью утратила свое функциональное значение.

Интересны в этом смысле и адаптивные особенности гипогидрофильного опыления у *P. filiformis*. Посредством первичного пузырька теки на первом этапе стадии пыления в условиях типового местообитания этого вида в текущих водах обеспечи-

зается облигатная автогамия, а с помощью вторичных воздушных пузырьков успешно осуществляется, по-видимому, и перекрестное опыление.

В опытах по принудительному самоопылению обнаружились существенные различия между некоторыми видами из подрода *Potamogeton* по завязываемости плодов. Так, например, у *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. pusillus* и *P.gramineus* плоды после самоопыления не завязывались или же развивалось по 1—3 плода обычно лишь на верхушке соцветия, тогда как у *P. alpinus* и *P. compressus* в результате самоопыления завязывалось до 50—90 % плодов. Эти результаты, а также соображения К. Фегри и Л. Пэйла (1982), приведенные выше, позволили нам предположить, что в процессах скрещиваний у видов рдестов могут участвовать и механизмы самонесовместимости. Исследование этого явления у *P. lucens* показало, что нарушения или прекращение роста пыльцевых трубок действительно происходит в рыльцевой ткани примерно на уровне «носика» стилодия.

Интересно, что негативные реакции на принудительное самоопыление проявляются различно у разных видов и на разных стадиях их развития. Например, у *P. natans* после принудительного самоопыления и окончания цветения ножка соцветия, как обычно, распрямляется, соцветие ложится на поверхность воды, но плоды, как правило, не развиваются, соцветие отгнивает. У *P. gramineus* и *P. perfoliatus* негативная реакция на самоопыление проявляется в том, что ножка соцветия после принудительного самоопыления не распрямляется или не вполне распрямляется, и соцветие часто не возвращается на поверхность воды, т. е. в то положение, в котором происходит развитие плодов. У *P. lucens* общий ход цветения при принудительном самоопылении нарушается уже на «женской» стадии цветения — мутовки цветков и цветки в средней и верхней частях соцветия не расходятся, и стадия пыления, таким образом, полностью не реализуется. Для полного понимания этих явлений требуются дальнейшие исследования.

Обсуждение результатов

Гидрофилия как способ абиотического опыления при посредстве воды, вероятно, в большинстве случаев происходит от анемофилии в процессе эволюции в связи с усиливающейся адаптацией к водному образу жизни (Arber, 1920; Daumann, 1963; Sculthorpe, 1967; Philbrick, 1988, 1991). Гидрофилия включает в себя две формы опыления: эпигидрофилию (т. е. опыление на поверхности воды, в двухмерной среде) и гипогидрофилию (опыление в толще воды, в трехмерной, так же как при анемофилии, среде). Эпигидрофилия в свою очередь разделяется на «сухую» («dry epihydrophily»), при которой пыльца перемещается по поверхности воды при посредстве мужских цветков и не соприкасается с водой, и на «мокрую» («wet epihydrophily»), при которой пыльца перемещается непосредственно по поверхности воды, что связано с ее гидрофобностью (Philbrick, 1988). Daumann (1963) показал, что возрастание гидрофобности пыльцы является одной из основных адаптаций при переходе к «мокрой» эпигидрофилии.

Анемофилия является эволюционно первичным способом опыления в роде *Potamogeton*, что подтверждается целым набором морфогенетических и функциональных адаптаций, выявленных нами у видов из подрода *Potamogeton* с анемофильным и анемофильно-эпигидрофильным способами опыления. Это и «ростовое» поведение ножки и оси соцветия, строение и поведение листочков околоцветника, а также способов вскрывания тек пыльников. В сущности эти адаптации характерны для анемофильного опыления, основные элементы которого наиболее отчетливо выражены у *P. natans*.

Переход к смешанному (анемофильно-эпигидрофильному) опылению, характерному для большинства исследованных видов из подрода *Potamogeton*, обусловлен постоянно изменяющимся состоянием поверхностного слоя воды (волновая активность) и стал возможным в связи с усилением гидрофобности пыльцы.

Сходство адаптационных особенностей оси и ножки соцветия у *P. pectinatus* и *P. filiformis* свидетельствует, вероятно, о последовательном эволюционном переходе от анемоэпигидрофилии к преимущественной, почти облигатной эпигидрофилии у *P. pectinatus* и затем к облигатной гипогидрофилии у *P. filiformis*.

По мнению С. Т. Philbrick (1988), возможным механизмом перехода погруженных водных растений к гипогидрофилии является описанный С. Т. Philbrick и G. J. Anderson (1987) механизм гидроавтогамии — перенос пыльцы воздушными пузырьками, образующимися в открытых теках при подводном цветении. Такого рода механизм помимо рдестов с гипогидрофильным опылением наблюдали у *Podostemon ceratophillum, Lobelia dorthmana, Myriophyllum forwelii* и *M. humile*, у *Ruppia maritima, Althenia filiformis* и *Groenlandia densa* (Philbrick, 1983; Philbrick, Anderson, 1987; Cox, Knox, 1989; Cook, Guo, 1990; Guo, Cook, 1990). Перенос пыльцы при посредстве воздушных пузырьков у гипогидрофильных видов является существенной, но, по-видимому, не единственной адаптацией к гипогидрофилии. Принципиальным новшеством у облигатно гипогидрофильного *P. filiformis* является новый механизм подводного вскрывания тек пыльников посредством образующихся еще в закрытых теках первичных воздушных пузырьков (в сравнении с вскрыванием тек посредством высыхания эндотелия в пыльцевых гнездах пыльников наземных растений). В сочетании с адаптивным изменением положения пыльников в цветках *P. filiformis* (рис. 1, *Б*) первичный воздушный пузырек обеспечивает облигатную автогамию у этого вида, а вторичные пузырьки (в местах естественного обитания этого вида в проточной воде) обеспечивают гейтоногамию и перекрестное опыление (Teryokhin, 1996). Этому способствуют нитевидный мягкий цветонос и ось соцветия в плотных зарослях локальных популяций. Таков, на наш взгляд, основной эволюционный путь последовательного перехода от анемофилии к гипогидрофилии в роде *Potamogeton*.

Другой способ перехода анемофильно-эпигидрофильных видов к подводному цветению связан, очевидно, со становлением агамоспермии. Гаметофитный апомиксис в форме диплоспории Taraxacum-типа был обнаружен нами у двух подводноцветущих популяций *P. obtusifolius* (Teryokhin, 1994; Чубаров, устное сообщение).

Разнообразие способов опыления и семенного воспроизведения в пределах рода *Potamogeton* свидетельствует о высокой лабильности систем репродукции в этом таксоне и их активных изменениях, продолжающихся, по-видимому, и в настоящий период.

Согласно результатам широких исследований (Heslop-Harrison, Shivanna, 1977; Nettancourt, 1977; Shivanna, 1980, и др.), для таксонов с гаметофитным типом самонесовместимости характерен следующий комплекс признаков: влажное рыльце (т. е. рыльце со слизистыми выделениями на его воспринимающей поверхности), «полый» столбик (т. е. столбик с проводящим каналом) и двухклеточные пыльцевые зерна. Два первых из этих признаков присутствуют у исследованных нами видов *Potamogeton*. Следует отметить при этом, что у рдестов канал стилодия распространяется лишь на половину длины последнего, а ниже располагается тяж проводниковой (стигматоидной) ткани, проходящей в пестике до места соединения семязачатка со стенкой завязи. Вероятно, пыльцевая трубка следует далее по специальному «слизевому полю», окружающему место прикрепления семязачатка и спускающемуся до микропиле, между внутренней поверхностью стенки завязи и наружной эпидермой наружного интегумента. Следует также отметить, что у *P. lucens* и *P. alpinus* канал стилодия смещен на дорсальную сторону, где рыльце распространяется на латеральную поверхность стилодия (рис. 2, *А, Б*). Место входа пыльцевых трубок в полость завязи представлено специальными и, видимо, видоспецифичными структурами.

М. А. Вишнякова (1989) считает, что полузакрытые столбики (характерные и для видов *Potamogeton*) представляют собой промежуточный тип между полыми и закрытыми столбиками. Влажные рыльца с сосочковидными клетками эпидермы, обнаруженные нами у исследованных анемофильных и анемоэпигидрофильных видов рдестов, противоречат данным Heslop-Harrison и Shivanna (1977), согласно которым два исследованных ими вида *Potamogeton* имеют сухие бессосочковые рыльца.

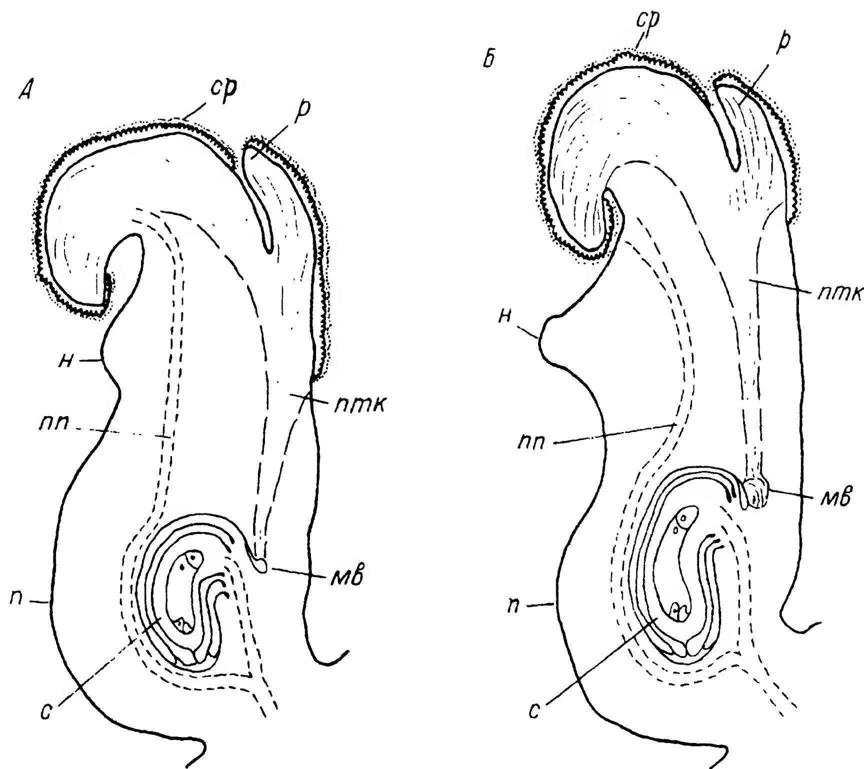


Рис. 2. Строение пестика *Potamogeton* (продольные медианные срезы, схематизировано).

А — *Potamogeton alpinus*, Б — *P. lucens*. *мв* — место вхождения проводниковой ткани в полость завязи, *н* — «носик» стилодия, *п* — пестик, *пп* — проводящий пучок, *птк* — тяж проводниковой ткани, *р* — рыльце, *с* — семязачаток, *ср* — сосочки рыльца.

Сосочковидная структура рыльцевой поверхности была обнаружена также и у *P. pusillus* (Philbrick, 1988).

Перечисленные выше признаки (кроме строения зрелых пыльцевых зерен) наряду с данными о росте пыльцевых трубок в проводниковой (рыльцевой) ткани стилодия *P. lucens* свидетельствуют, по-видимому, о наличии механизма самонесовместимости гаметофитного типа у ряда видов из подрода *Potamogeton*. Этот вопрос несомненно требует более детального исследования.

Приведенные выше данные об особенностях опыления и систем скрещивания у видов рдестов северо-запада России свидетельствуют о существенной роли семенного размножения у этих таксонов, несмотря на значительное развитие клонального и дистрибутивного вегетативного размножения у многолетних видов. Wijk (1989) подчеркнул значение семян для распространения и длительного выживания популяций на примере *P. pectinatus*.

Выводы

1. По способам опыления исследованные виды рода *Potamogeton* можно разделить на 4 антэкологические группы: 1) преимущественно анемофильные виды (*P. natans, P. alpinus*), 2) анемофильно-эпигидрофильные виды (*P. lucens, P. gramineus* и др.), 3) преимущественно эпигидрофильный вид (*P. pectinatus*), 4) облигатно гипогидрофильный вид (*P. filiformis*).

2. Две первые группы характеризуются единым, общим с наземными растениями способом вскрывания тек пыльников. У гипогидрофильного вида *P. filiformis* теки пыльников вскрываются при посредстве воздушных пузырьков, образующихся в еще закрытых гнездах пыльников. У *P. pectinatus* возможны оба способа вскрывания тек пыльников

3. Анемофильный способ опыления является эволюционно первичным в роде *Potamogeton*. Переход к гидрофилии осуществлялся, по-видимому, через формы анемофильно-эпигидрофильного опыления, с переходом в дальнейшем к эпигидрофилии (у *P. pectinatus*) и гипогидрофилии у *P. filiformis*.

4. По системам скрещивания виды рдестов можно разделить на три четко очерченные группы: 1) преимущественно ксеногамные виды с возможным механизмом самонесовместимости гаметофитного типа (*P. lucens* и др.), 2) преимущественно автогамные виды (*P. alpinus, P. compressus*), 3) автогамно-ксеногамный гипогидрофильный вид *P. filiformis* с облигатной автогамией и факультативной ксеногамией.

5. Для подводноцветущих популяций *P. obtusifolius* характерен переход к агамоспермии (гаметофитному апомиксису в форме диплоспории Taraxacum-типа).

Авторы выражают глубокую благодарность М. А. Вишняковой за ценные замечания при подготовке этой статьи и существенную методическую помощь. Мы также благодарны директору научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН «Отрадное» С. Г. Самбуку за предоставленную возможность экспериментальной работы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вишнякова М. А. Оценка характера взаимодействия пыльцевых зерен и пыльцевых трубок с пестиком в совместимых и несовместимых вариантах опыления. (Методические указания). Л., 1989. 47 с.

Камелина О. П. Семейство *Potamogetonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Л., 1990. С. 34—39.

Терехин Э. С. Гаметофитный апомиксис у *Potamogeton obtusifolius* (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 37—47.

Терехин Э. С., Чубаров С. И. Организация генеративных структур видов рода *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 23—33.

Фегри К., Пэйл Л., ван дер. Основы экологии опыления. М., 1982. 379 с.

Arber A. Water plants. Cambridge, 1920. 470 p.

Ascherson P., Graebner P. Potamogetonaceae // Das Pflanzenreich Ed. by A. Engler. Leipzig, 1907. Bd 4. H. 31. S. 1—184.

Barret S. C. H., Eckert C. G., Husband B. C. Evolutionary processes in aquatic plant populations // Aquat. Bot. 1993. Vol. 44. P. 105—145.

Cook C. D. K., Guo You-Hao. A contribution to the natural history of *Althenia filiformis* Petit (*Zannichelliaceae*) // Aquat. Bot. 1990. Vol. 38. N 2. P. 261—281.

Cox P. A., Knox R. B. Two dimensional pollination in hydrophilous plants: convergent evolution in the genera *Halodule* (*Cymodoceaceae*), *Halophila* (*Hydrocharitaceae*), *Ruppia* (*Ruppiaceae*), and *Lepilaena* (*Zannichelliaceae*) // Am. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 1. P. 164—175.

Daumann E. Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie Zugleich ein Beitrag zur Blutenokologie von *Potamogeton* // Preslia. 1963. Vol. 35. N 1. P. 23—30.

Guo You-Hao, Cook C. D. K. Pollination efficiency of *Potamogeton pectinatus* L. // Aquat. Bot. 1989. Vol. 34. N 3—4. P. 381—384.

Guo You-Hao, Cook C. D. K. The floral biology of *Groenlandia densa* (L.) Fourreau (*Potamogetonaceae*) // Aquat. Bot. 1990. Vol. 38. N. 2. P. 283—288.

Heslop-Harrison Y., Shivanna K. R. The receptive surface of the angiosperm stigma // Ann. Bot. 1977. Vol. 41. P. 1233—1258.

Nettancourt D., de. Incompatibility in angiosperms. Berlin, 1977. 293 p.

Philbrick C. T. Aspects of floral biology, breeding system, seed and seedling biology in *Podostemum ceratophyllum* // System. Bot. 1983. Vol. 9. N 1. P. 166—174.

Philbrick C. T. Evolution of underwater outcrossing from aerial pollination systems: a hypothesis // Ann. Miss. Bot. Gard. 1988. Vol. 75. N 3. P. 836—841.

Philbrick C. T. Hydrophily: phylogenetic and evolutionary consideration // Rhodora. 1991. Vol. 93. N 873. P. 36—50.

Philbrick C. T., Anderson G. J. Implications of pollen/ovule ratios and pollen size for the reproductive biology of *Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms // System. Bot. 1987. Vol. 12. N 1. P. 98—105.

Proctor M., Yeo P. The pollination of flowers. New York, 1973. 312 p.

Sculthorpe C. D. The biology of aquattic vascular plants. New York, 1967. 610 p.

Shivanna K. R. Some correlation between the cytomorphology of the style and stigma and the detail of pollen-pistil interaction // Incomp. News Lett. 1980. N 12. P. 16—23.

Teryokhin E. S. Apomixis in *Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch (*Potamogetonaceae*) // Apomixis Newsletter. 1994. N 7. P. 38—41.

Teryokhin E. S. The mechanism of hypohydrophilous pollination in *Potamogeton filiformis* (*Potamogetonaceae*) // Reproductive biology-96: Abstr. Intern. Conf. at Royal Bot. Gardens. Kew, 1996. P. 11.

Wijk R. J., van. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology // Aquat. Bot. 1989. Vol. 33. N 2. P. 271—299.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 IV 1995

SUMMARY

The investigation of anthecology of the *Potamogeton* species in the north-west of Russia showed that they can be divided into four groups: anemophilous, anemo-epihydrophilous, epihydrophilous and hypohydrophilous on the base of pollination modes. These species have different levels of selfincompatibility: obligate selfincompatibility (*P. lucens*), facultative ones (*P. gramineus* etc.), the species with selfcompatibility system (*P. alpinus, P. compressus, P. filiformis*) and one species with the apomictic populations (*P. obtusifolius*). The gametophytic type of selfcompatibility was recorded in these species.

УДК 581.9(479.25)

© А. А. Сагателян

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ АРМЕНИИ

A. A. SAGHATHELJAN. TAXONOMICAL ANALYSIS OF THE FLORA OF ARMENIA

Приведено соотношение таксономических групп разного ранга во флоре Армении, насчитывающей 3313 видов сосудистых растений. Спектр полиморфных семейств является типичным для древнесредиземноморских флор — пангейные семейства в верхней части спектра и семейства *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Apiaceae* в нижней части. Среди полиморфных родов флоры отмечены роды с мощными очагами ксерофильного формообразования в Передней Азии: *Astragalus*, *Centaurea*, *Allium*, а также роды полиморфные и в других голарктических, большей частью неморальных флорах: *Carex*, *Vicia*, *Veronica*, *Ranunculus*.

В предыдущей статье (Сагателян, 1997) была изложена схема классификации географических элементов флоры, их соотношение и эколого-ценотическое содержание. Было определено место Армении в системе флористического районирования Голарктики. В настоящей работе освещается участие во флоре таксонов разного ранга, их количественное соотношение и эколого-ценотическая роль во флоре. Термин «флористический комплекс» (ФК) используется для обозначения совокупности видов, связанных с определенным флороценотипом (Овчинников, 1947; Камелин, 1979), или иначе — типом растительности, т. е. с той или иной парциальной флорой. Термин «фратрия формаций» используется в понимании В. Б. Сочавы (1979) для обозначения формаций, относящихся к физиономически различным, но генетически близким флороценотипам.

Флора Армении (включая Нахичеванский округ) содержит 3313 видов сосудистых растений, относящихся к 823 родам и 130 семействам. В табл. 1 приведено распределение видов флоры по надпорядкам системы А. Л. Тахтаджяна (1987).

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов флоры Армении по крупным таксонам системы цветковых растений А. Л. Тахтаджяна

Таксон	Число		
	видов	порядков	семейств
Класс *Magnoliopsida*	2505	57	87
В том числе:			
Magnoliidae	4	2	2
Ranunculidae	119	2	5
Caryophyllidae	298	3	5
Hamamelididae	15	4	4
Dilleniidae	365	12	19
Rosidae	769	18	28
Lamiidae	492	8	16
Asteridae	443	2	2
Класс *Liliopsida*	632	16	27

ТАБЛИЦА 2

Спектр полиморфных семейств

Семейство	Число	
	видов	родов
Asteraceae	415	94
Fabaceae	294	30
Poaceae	293	96
Brassicaceae	195	64
Rosaceae	163	27
Caryophyllaceae	152	28
Lamiaceae	151	34
Scrophulariaceae	140	20
Apiaceae	130	61
Cyperaceae	103	15
Всего	2036	469

ТАБЛИЦА 3

Спектр средних по числу видов семейств

Семейство	Число	
	видов	родов
Liliaceae s. str.	86	17
Ranunculaceae	82	17
Chenopodiaceae	83	31
Boraginaceae	75	22
Rubiaceae	49	8
Polygonaceae	42	6
Orchidaceae	39	18
Euphorbiaceae	36	4
Campanulaceae	30	5
Primulaceae	28	8
Geraniaceae	26	2
Всего	576	138

На 10 крупнейших семейств флоры (табл. 2) приходится 62 % всех видов и 57 % всех родов флоры. Средние по числу видов семейства представлены в табл. 3. Родовая насыщенность 10 ведущих семейств флоры (спектра семейств) различна. Наиболее богаты родами крупнейшие пангейные полихорные семейства *Poaceae* и *Asteraceae*, не слишком выделяющиеся, однако, видовым полиморфизмом в отдельных родах (табл. 4). Выделяются по числу видов лишь роды с мощными очагами ксерофильного формообразования в Передней Азии, такие как *Centaurea*, *Cirsium*, *Cousinia*, *Stipa*, *Festuca*. В спектр же средних по богатству (табл. 5) включено 10 родов сложноцветных

ТАБЛИЦА 4

Спектр полиморфных родов флоры Армении

Род	Число видов
Astragalus	112
Carex	69
Centaurea	43
Veronica	38
Allium	36
Silene, Vicia	по 34
Galium, Ranunculus	по 31
Verbascum	29
Euphorbia	28
Rosa	27
Trifolium	26
Scrophularia	24
Potentilla	23
Gagea	22
Campanula, Cirsium, Alchemilla	по 21
Cerastium, Polygonum, Onobrychis, Stipa	по 20

ТАБЛИЦА 5

Спектр средних по числу видов родов флоры Армении

Род	Число видов
Geranium, Salvia, Cousinia, Erysimum	по 19
Festuca, Tragopogon	по 18
Dianthus, Nepeta, Trigonella	по 17
Acantholimon, Alyssum, Poa	по 16
Sedum, Pyrus, Viola, Stachys, Scorzonera, Senecio, Tanacetum	по 15
Salsola, Rumex, Lathyrus, Valerianella, Papaver, Aethionema, Epilobium, Myosotis	по 14
Isatis, Cuscuta, Linaria, Hieracium, Artemisia, Potamogeton, Iris	по 13
Sorbus, Crataegus, Hypericum, Salix, Crepis, Juncus, Bromopsis	по 12
Medicago, Thlaspi, Lepidium, Linum, Androsace, Gentiana, Inula, Ornithogalum	по 11
Anthemis, Orchis, Bromus, Alopecurus, Melica, Pimpinella	по 10

и 7 — злаков. Следующими по числу родов являются семейства *Apiaceae* и *Brassicaceae*, богатые молодыми древнесредиземноморскими циклами, для которых еще менее характерен видовой полиморфизм в отдельных родах. Семейства же наиболее богатого видами во флоре Армении подкласса *Rosidae* (23 % всех видов флоры республики) попадают в спектр полиморфных семейств за счет видов крупных и средних родов: 7 родов *Fabaceae*, включающих в себя 234 вида (80 % всех бобовых), и 6 родов *Rosaceae*, включающих в себя 111 видов (68 % всех розоцветных).

Рассмотрим надпорядки системы цветковых А. Л. Тахтаджяна (1987) в свете данных по общему распространению каждого семейства.

Класс *Magnoliopsida*

I подкласс *Magnoliidae* представлен всего 3 палеарктическими и 1 евро-средиземноморским водными видами.

II подкласс *Ranunculidae* включает в себя лишь 119 видов флоры, большинство которых относятся к «флоре Гинкго» (Попов, 1963). Это многие виды родов *Aconitum*, *Trollius*, *Actaea*, *Anemone*, *Pulsatilla*, *Ficaria*, *Ranunculus*, *Thalictrum*. Они являются обитателями умеренных и холодных областей, а во флоре Армении входят во флористические комплексы лесов неморального типа, субальпийского высокотравья и альпийских лугов. Ареалы видов сем. *Ranunculaceae* прекрасно иллюстрируют то явление, что «гинкговские» виды на Кавказе чаще встречаются в Кавказской, Эвксинской, Армянской и Гирканской провинциях. В верхних поясах гор, относящихся к названным провинциям, в меньшей степени подверженных инвазии ирано-анатолийских ксерофитов, эти роды могут иметь по 1—2 эндемика. Виды же наиболее продвинутого подсем. *Delphinioideae* из родов *Consolida*, *Nigella*, *Delphinium*, а также виды родов *Adonis*, *Caltha* (средиземноморско-переднеазиатские по ареалу) приурочены к ксерофильным ФК среднегорий и низкогорий (например, к шибляку), к выходам скал и россыпям в верхних поясах гор.

В порядках *Berberidales* и *Papaverales* того же подкласса большинство видов исследуемой флоры охватывают ареалом бóльшую или меньшую часть Передней Азии или Древнего Средиземья s. l. (иногда с заходом в Евро-Сибирскую область); ареалы многих видов ограничены рамками одной из местных провинций (*Glaucium elegans*,[1] *Papaver monanthum*, *Corydalis erdelii*).

III подкласс *Caryophyllidae* более обширен — 298 видов. В сем. *Caryophyllaceae* флоры Армении древнесредиземноморскими видами представлены молодые моно- и олиготипные роды *Scleranthus*, *Bufonia*, *Telephium*, *Queria*, *Herniaria*, *Paronychia*, *Acanthophyllum*. В роде *Arenaria* отмечены 3, а в роде *Minuartia* — 2 евро-сибирских вида, остальные — древнесредиземноморские, главным образом эндемики провинций Ирано-Анатолии. Такое же соотношение элементов наблюдается в родах *Silene* (34 вида), *Dianthus* (17 видов) и *Gypsophila* — мощные переднеазиатские циклы и 1—2 евро-сибирских вида в каждом роде. Родов с преобладанием евро-сибирских видов мало: *Stellaria*, *Cerastium* (20 видов), *Sagina*.

Почти все 83 вида сем. *Chenopodiaceae* во флоре Армении относятся главным образом к пустынному и солончаково-литоральному ФК Древнего Средиземья, или, иначе говоря, к флоре Афро-Азиатской пустынной области (Лавренко, 1965). Немногие широко распространенные сорные виды, выходящие за пределы этого ФК, расширили свой ареал вследствие антропохорной экспансии. Именно маревые Ирано-Турана хорошо очерчивают группу пустынных провинций Передней Азии (Камелин, 1979; Сагателян, 1994). Многие виды ограничены в своем распространении той или иной пустынной провинцией этой группы провинций. Так, приме-

[1] Номенклатура дана по сводке С. К. Черепанова (1995).

ром циркум-гирканского вида может служить *Kalidium caspicum*, атропатенского — *Salsola nodulosa*.

Напротив, в сем. *Polygonaceae* флоры Армении (42 вида) лишь 2 маленьких рода *Atraphaxis* и *Calligonum* относятся к восточнодревнесредиземноморским, в родах же *Rumex* и *Polygonum* имеются лишь отдельные древнесредиземноморские представители на фоне обширного палеарктического ареала.

По ареалам видов рода *Acantholimon* (15 видов) (главного из сем. *Plumbaginaceae* в рассматриваемой флоре) можно очертить группу горных провинций Передней Азии, а также Кавказскую диагональ (Сагателян, 1994). Это виды-эдификаторы флороценотипов, объединяемых понятием «нагорные ксерофиты» (Кузнецов, 1909). Виды маленьких родов *Limonium* и *Psylliostachys* очерчивают ареалом группу пустынных провинций Передней Азии.

IV подкласс *Hamamelididae* в Армении включает в себя всего 15 древесных видов, играющих, однако, важную ценозообразующую роль в растительном покрове. Семейства *Platanaceae* и *Juglandaceae* представлены во флоре одним реликтовым видом каждое. Сем. *Fagaceae* во флоре Армении состоит большей частью из местных переднеазиатских видов дуба (например, *Quercus iberica*) и бука (*Fagus orientalis* — восточносредиземноморско-эвксино-гирканского) с восточноазиатскими и средиземноморскими связями. В семействах *Corylaceae* и *Betulaceae* флоры Армении представлены неморальные виды, региональные их популяции в республике невелики.

V подкласс *Dilleniidae* (365 видов) в исследуемой флоре представлен одним крупным сем. *Brassicaceae* (4-е место в спектре полиморфных семейств), богатым эндемичными древнесредиземноморскими родами и видами, для которого родовой полиморфизм характерен не менее видового. Это свидетельствует об относительной молодости и нативности многих его видов для указанной территории. В список средних по богатству видами родов попали *Erysimum* (19 видов), *Alyssum* (16), *Aethionema* (14), *Isatis* (13), *Thlaspi*, *Lepidium* (по 11 видов), т. е. почти все эндемичные древнесредиземноморские роды. Довольно много во флоре Армении родов *Brassicaceae*, эндемичных для отдельных провинций или областей Древнего Средиземья, таких как *Didymophysa*, *Coluteocarpus*, *Sobolevskia*, *Acantholepis*, *Peltariopsis*, большинство родов из триб *Alyssinae*, *Hesperidinae* и др.

В олиготипных семействах *Resedaceae*, *Tamaricaceae* и *Cistaceae* исследуемой флоры представлены в основном древнесредиземноморские пустынные и фриганоидные виды (*Reseda globulosa*, *Tamarix meyeri*, *Helianthemum ledifolium*).

Большинство других семейств диллениевых имеют центры многообразия в тропиках и субтропиках; во флоре Армении они представлены отдельными видами, характерными для Древнего Средиземья. Это виды моно- или олиготипных во флоре Армении родов из семейств *Capparaceae*, *Datiscaceae*, *Cucurbitaceae*, *Moraceae*, *Frankeniaceae*. Другую группу диллениевых составляют семейства, широко распространенные по земному шару, такие как *Violaceae*, *Urticaceae*, *Malvaceae*, *Euphorbiaceae*. Во флоре Армении они представлены палеарктическими, евро-средиземноморскими и кавказскими видами.

Сем. *Primulaceae* (28 видов), характерное для умеренных и холодных областей, богато дизъюнктивными горными видами, связывающими цепи гор Кавказа, юга Сибири и Азии (*Primula cordifolia*, *P. ruprechtii*). В сем. *Salicaceae* (18 видов) много палеарктических и ирано-туранских видов, а также один древнесредиземноморско-палеотропический вид *Populus euphratica*.

VI подкласс *Rosidae* наиболее многочислен и составляет 23 % всей флоры Армении. В ведущие 10 семейств входят целых 2 семейства этого подкласса. Полихорное сем. *Rosaceae* (163 вида) находится на 5-м месте в спектре и дает пеструю и очень интересную хорологическую картину. Целый ряд родов (*Rosa*, *Cotoneaster*, *Spiraea*) иллюстрирует субсредиземноморскую черту изучаемой флоры; а роды *Rubus*,

Fragaria, *Geum*, *Filipendula* — западнопалеарктическую и субсредиземноморскую. Род *Potentilla* характеризуется интенсивным видообразованием в местных мезофильных центрах — Кавказской и Эвксинской провинциях, высоких горах Анатолийского, Армянского и севера Иранского (хр. Эльбурс) нагорий. Род *Alchemilla* иллюстрирует типично высокогорный разброс гинкговского элемента с большим количеством еврокавказских видов и отдельными эндемиками в горах Колхиды, Гирканики и Малого Кавказа. Полиморфизм же закавказских груш к востоку и югу от Кавказской диагонали есть субтропическая древнесредиземноморская черта флоры. Представители родов *Sorbus* и *Crataegus* в обсуждаемой флоре выявляют четкую картину: по 1—2 вида в европейских и в каждом из флористических центров горной Передней Азии. Таким образом, одни розоцветные (представители кверцетального комплекса) связывают генетически лесной ФК Армении с неморальным ФК Западной Палеарктики (*Sorbus*), другие (представители комплекса прашибляка; Камелин, 1973) — с Субсредиземьем (*Rosa*) или Древним Средиземьем (*Pyrus*, *Amygdalus*, *Cerasus*), а третьи (горные луговые мезофиты: *Alchemilla*) — с Палеарктикой и ближайшими очагами высокогорного эндемизма (Большой Кавказ, Колхида, Высокая Армения).

Сем. *Saxifragaceae* (11 видов) состоит из евро-средиземноморских и субсредиземноморских видов и видов местного эвксино-кавказского очага видообразования в составе средиземногорного (Meusel et al., 1965) ФК. Почти все толстянковые Армении (20 видов), многие из которых стенохорны, охватывают ареалом горные страны Средиземья и Субсредиземья s. str. По эндемизму толстянковых в западной половине Передней Азии выявляются очаги флоры, подверженные субсредиземноморскому влиянию. К ним приурочены гиркано-эвксинские и общекавказские ФК интразональной растительности скал и осыпей, трагакантников (*Sedum subulatum*, *S. oppositifolium*). Ареал рода *Rosularia* выявляет типичные убежища восточносредиземноморской s. str. флоры в Передней Азии. Это отдельные участки в южноанатолийско-анропатено-курдозагросских горах (*R. persica*, *R. elymaitica*), Эвксинская провинция и ее эксклавы на Кавказском перешейке.

Самое крупное в подклассе *Rosidae* пангейное сем. *Fabaceae* находится на 2-м месте в спектре полихорных семейств. Оно включает в себя 294 вида, из которых 234 относятся к 7 крупным и средним родам, т. е. налицо мощные очаги видообразования в отдельных родах, особенно в роде *Astragalus* (112 видов). Во флоре Армении наилучшим образом представлены характерные древнесредиземноморские виды и секции родов из триб *Galegeae*, *Trifolieae*, *Hedysareae*, *Vicieae*. Роды *Argyrolobium*, *Genista*, *Lens*, *Trigonella*, *Medicago* выявляют средиземноморско-переднеазиатскую черту флоры Армении. В двух последних родах есть очаги ксерофильного формообразования во ФК фриганоидов и шибляка Передней Азии (*Trigonella*) и к востоку от Кавказской диагонали (*Medicago*). Роды *Melilotus*, *Trifolium*, *Coronilla*, *Lathyrus*, *Vicia* представляют в основном флору Гинкго. В довольно крупном роде *Vicia* (34 вида — 6-е место в спектре) преобладают субсредиземноморские s. l. виды с широким ареалом, немало видов умереннопалеарктических и средиземноморских. Эндемизм выражен слабо; немногие стенохорные вики исследуемой флоры являются армено-иранскими, колхидско-кавказскими (*Vicia variegata*) или анатолийскими по ареалу. Аналогичную картину дает род *Trifolium* (26 видов). В нем, как и в роде *Vicia*, кавказский эндемизм выражен слабо (*Trifolium tumens*, *T. caucasicum*), но средиземноморских клеверов больше, чем средиземноморских вик.

Восточнодревнесредиземноморскими видами представлены во флоре Армении роды *Colutea*, *Caragana*, *Halimodendron*, *Astragalus*, *Hedysarum*, *Onobrychis*, *Alchagi*, *Cicer*. Все они входят в автохтонное ядро ФК фратрии формаций нагорных ксерофитов Передней Азии, причем многие из них являются эдификаторами формаций ксерофильных флороценотипов переднеазиатской фратрии формаций (Сочава, 1979). Трагакантовые астрагалы (*Astragalus aureus*) и *Onobrychis cornuta* — эдификаторы наиболее типичных для Передней Азии формаций трагакантников; *Colutea komarovii* — уникальной реликтовой пестроцветной ассоциации; *Halimodendron halodendron* — псаммофитной формации пустынь ирано-туранской фратрии; *Caragana gran-*

diflora — формации понтическо-переднеазиатских степных кустарников. Более 80 % видов рода *Astragalus* флоры Армении стенохорны, причем более 3/4 из них не выходят в своем распространении за пределы Армено-Атропатено-Загросской провинции (Сагателян, 1994). Сразу бросается в глаза абсолютное преобладание в этом роде атропатенского геоэлемента; остальные виды астрагалов относятся к армянскому, анатолийскому или кавказскому геоэлементам.

Другие порядки подкласса *Rosidae*, такие как *Rutales*, *Santalales*, *Vitales*, *Celastrales*, *Loranthales*, *Rhamnales*, представлены во флоре Армении моно- или олиготипными семействами. Некоторые из их представителей, например виды рода *Rhamnus*, *Euonimus*, ценотически достаточно активны. Другие, как субсредиземноморский вид *Vitis sylvestris*, — реликтовые.

Олиготипное во флоре Армении почти полихорное сем. *Rhamnaceae* (8 видов) представлено такими ценотически активными видами, эдификаторами формаций шибляка, как *Paliurus spina-christi*, *Rhamnus pallasii*, *R. spathulifolia*. К реликтовым видам последнего рода следует отнести колхидско-лазистанский вид *R. microcarpa*. На примере сем. *Rhamnaceae* видно, что при анализе флор важно рассмотрение всяких, а не только полиморфных родов, так как виды моно- и олиготипных родов могут иметь высокую ценотическую активность или представлять специфический элемент флоры.

Сем. *Geraniaceae* попадает в спектр средних по богатству видами семейств (26 видов), а род *Geranium* — в конец спектра крупных родов (19 видов). В исследуемой флоре он представлен западнопалеарктическими, большей частью евросредиземноморскими видами (*G. rotundifolium*), а также местными кавказскими (*G. ruprechtii*) и гирканскими (*G. albanum*) видами, т. е. создает «гинкговскую» картину распространения по Кавказу.

Сходную картину дает род *Linum* (11 видов), широко распространенный в умеренных и субтропических областях. Его виды охватывают субсредиземноморские, особенно степные понтические, и средиземноморско-переднеазиатские территории (*L. nervosum*, *L. nodiflorum*); местных видов меньше (*L. anatolicum*, *L. hypericifolium*).

Следующее место в спектре принадлежит полиморфному сем. *Apiaceae*, в котором древнесредиземноморские циклы составляют большинство по отношению к палеарктическим зонтичным флоры Армении. Это семейство выделяется родовым полиморфизмом и обилием мелких родов, в том числе эндемичных для отдельных хорионов Древнего Средиземья. Единственный из зонтичных род *Pimpinella* (10 видов), попавший в спектр средних по богатству видами родов, вместе с родами *Heracleum*, *Ferula*, *Prangos*, *Chaerophyllum*, *Eryngium*, включающими более 4 видов, иллюстрируют переднеазиатскую и субсредиземноморскую черты флоры Армении. Одно-двухвидовые роды представлены либо неморальными, либо узкораспространенными видами отдельных хорионов Древнего Средиземья.

Сем. *Dipsacaceae* (25 видов) изобилует переднеазиатскими стенохорными видами (*Scabiosa persica*, *Cephalaria kotschyi*), средиземноморскими и ирано-туранскими широкоареальными ксерофитами (*Scabiosa micrantha*). Европейских и субсредиземноморских по ареалу ворсянковых меньше.

Аналогичную картину создает во флоре Армении сем. *Valerianaceae* (21 вид). Оно богато переднеазиатскими видами (*Valerianella sclerocarpa*), палеарктических видов мало, очевидно наличие центра ксерофильного формообразования, как и в предыдущих двух семействах, на территории Древнего Средиземья.

VII подкласс *Lamiidae* содержит 492 вида. Сем. *Gentianaceae* (17 видов) представлено евро-западносибирскими (*Gentiana ciliata*) и малоазийско-кавказскими (*G. umbellata*) видами. Сем. *Rubiaceae* (49 видов) характеризует флору Армении как палеарктическую, так как многие виды родов *Asperula* и *Galium* имеют широкие ареалы. Во флоре Армении они включены главным образом в ФК неморального типа, однако есть и мареновые, относящиеся к переднеазиатскому нагорноксерофильному ФК (*Asperula glomerata* , *Galium decaisnei*). Атропатенский эндемизм выражен в

полосе пестроцветов—фриганоидов—арчевников (*Jaubertia szowitzii*, *Rubia rigidifolia*). Роды *Crucianella* и *Callipeltis* представлены средиземноморско-переднеазиатскими видами.

Семейства *Apocynaceae* и *Asclepiadaceae*, свойственные тропикам и субтропикам, во флоре Армении олиготипны, местных видов мало, но все они не выходят за пределы средиземноморско-переднеазиатской (*Vinca herbacea*, *Cynanchum acutum*) территории. Интересен реликтовый вид *Periploca graeca* с восточносредиземноморско-эвксино-гирканским ареалом, сохранившийся в полосе ксерофильных арчевников и шибляка, но в защищенных ущельях на более влажных экотопах.

Сем. *Oleaceae* во флоре Армении представлено лишь 4 видами, 3 из которых являются соэдификаторами формаций разных флороценотипов (шибляка, арчевников, дроковых степей), генетически связанных с прашибляком (*Ligustrum vulgare*, *Jasminum fruticans*).

Сем. *Solanaceae* (15 видов) с центром многообразия в Неотропическом царстве не имеет очагов видообразования в нашем регионе и представляет миграционный элемент флоры. Большинство относящихся к нему видов флоры Армении являются сорными и рудеральными и обладают широким ареалом. Исключение составляют кавказско-армянский вид *Physochlaina orientalis* и западнопереднеазиатский вид *Hyoscyamus reticulatus*.

Сем. *Convolvulaceae* выявляет аналогичную картину распространения и участия во флоре.

Широко распространенное в тропических, субтропических и умеренных областях сем. *Boraginaceae* достигает наибольшего разнообразия в Древнем Средиземье, для которого являются нативными некоторые замечательные ксерофильные роды из подсемейств *Cynoglosseae* и *Lithospermeae*. Для родов *Rindera*, *Onosma*, *Cynoglossum* и др. выявлены вельвичиевые корни в блестящих ботанико-географических обзорах М. Г. Попова (1963). Типично гинкговское распределение у видов флоры Армении из родов *Myosotis* (14 видов), *Lithospermum* и *Pulmonaria*. Все остальные роды бурачниковых представлены во флоре Армении восточносредиземноморско-переднеазиатскими (виды родов *Arnebia*, *Alkanna*, *Moltkia*), субсредиземноморскими s. l. (*Echium*, *Nonnea*, *Lappula*) или древнесредиземноморскими широко распространенными (*Anchusa*) и стенохорными (*Onosma*, *Rindera*, *Paracarium*) видами. Последние 3 рода характеризуют группу горных провинций Передней Азии (*Rindera lanata*, *Onosma microcarpa*) или отдельные провинции этой группы (*Onosma gracilis*).

В надпорядок *Lamianae* входят 2 больших семейства из ведущих 10 (*Lamiaceae* и *Scrophulariaceae*). Они ярко обрисовывают древнесредиземноморскую природу флоры Армении. Так, 85 % всех видов сем. *Lamiaceae* (151 вид) флоры республики — древнесредиземноморские или субсредиземноморские s. l. по ареалу. Крупных родов среди губоцветных нет, но в числе средних — *Salvia* (19 видов), *Nepeta* (17 видов), *Stachys* (16 видов), попадающие в спектр главным образом за счет видов переднеазиатских ксерофильных флористических центров (*Nepeta trautvetteri*, агрегат *Stachys inflata*, *Salvia hydrangea*). Есть и замечательные моно- или олиготипные нагорноксерофильные роды (*Hymenocrater*, *Lagochilus*, *Eremostachys*). Однако некоторые роды губоцветных полиморфны и за счет умереннопалеарктических видов (*Stachys sylvatica*, *Betonica officinalis*, *Mentha longifolia*).

Сем. *Scrophulariaceae* (140 видов) попадает на 8-е место спектра полиморфных семейств за счет крупных родов *Verbascum* (29 видов) (с мощным переднеазиатским центром видообразования), умереннопалеарктических родов *Veronica* (34 вида), *Scrophularia* (24 вида) и *Linaria* (13 видов), в которых, однако, есть переднеазиатские циклы (*Veronica persica*, *Scrophularia orientalis*, *Linaria syspirensis*). Большинство мелких родов норичниковых представлены видами неморальных ФК горных лугов, высокотравья, лесных полян (*Rhinanthus minor*, *Odontites verna*).

Сем. *Plantaginaceae* включает широко распространенные голарктические и палеарктические виды в силу своей полихорности в целом. Интересен лишь вид *Plantago*

ovata с древнесредиземноморско-палеотропическим пустынным ареалом, известный с крайнего юга Мегринского р-на Армении (Сагателян, 1980). Здесь, в приараксинских тугаях, были найдены (в основном А. М. Барсегяном) и другие пустынные виды, ареал которых заходит в пустыни Палеотропического царства.

VIII подкласс *Asteridae* включает в себя 443 вида, относящихся к сем. *Campanulaceae* (30 видов) и пангейному крупнейшему семейству флоры Армении *Asteraceae* (415 видов). *Campanulaceae* включает в себя один крупный род *Campanula* (21 вид), дающий характерную хорологическую картину. Большинство колокольчиков являются широко распространенными неморальными (*C. rapunculoides*) видами, есть отдельные субэндемики в Эвксинской (*C. alliariifolia*), Кавказской (*C. collina*) и Армянской (*C. crispa*) провинциях. В исследуемой флоре они представлены выше среднегорий в мезофильных ФК верхних поясов гор и часто на скалах, а виды с широким ареалом — в разнообразных вторичных группировках. Есть и небольшой атропатенский агрегат *C. bayerniana* и малоазийско-кавказский *C. stevenii*. Олиготипные же роды колокольчиковых *Michauxia*, *Asyneuma*, *Symphyandra* — нативно древнесредиземноморские, они представлены во флоре более или менее стенохорными видами той или иной провинции группы горных провинций Передней Азии, иногда с захватом Кавказской провинции.

Сем. *Asteraceae* стоит на 1-м месте в рассматриваемом спектре семейств, причем 80 % относящихся к нему видов флоры Армении являются древнесредиземноморскими стенохорными ксерофитами из подсем. *Lactucoideae*. Наиболее богаты видами трибы *Lactuceae* и *Cardueae* благодаря тому, что в Переднеазиатской подобласти находятся крупные очаги дифференциации относящихся к ним полиморфных родов. Так, на западную половину Передней Азии приходится центр многообразия рода *Centaurea* (43 вида), на Среднюю Азию и Армено-Иран — родов *Cousinia* (19 видов), *Scorzonera* (15 видов), *Tragopogon* (18 видов), *Jurinea* (8 видов). В родах *Carduus* (9 видов), *Cirsium* (21 вид) преобладают восточнокавказско-армено-иранские виды, но в них больше, чем в вышеупомянутых родах, понтических и палеарктических видов. Большинство видов подтрибы *Centaureinae* флоры Армении ограничены в своем распространении Передней Азией, очень много видов атропатенских, а мелкие «околоцентаурейные» роды *Tomanthea*, *Amberboa*, *Chartolepis* и многие виды *Centaurea* не выходят за рамки атропатенской или армено-атропатенской территории. Виды небольших родов той же подтрибы, выходящие в своем ареале за рамки Передней Азии, как правило, не идут дальше средиземноморско-ирано-туранских и понтических территорий (*Acroptilon repens*, *Cnicus benedictus*).

Подсем. *Asteroideae* в исследуемой флоре начинается с гинкговской трибы *Eupatorieae*. Относящиеся к ней виды произрастают в высокогорьях Армении как и другие евро-сибирские, арктомонтанные, эвксинские, кавказские виды с широким ареалом. К числу средних родов флоры из этой трибы относится род *Senecio* (11 видов). Триба *Heliantheae* включает 7 голарктических или нотарктических заносных видов. В трибе *Inuleae* преобладают субсредиземноморско-понтические, евро-сибирские или арктомонтанные виды. Местных видов мало (*Evax anatolica*, *Helichrysum pallasii*). К числу средних родов флоры из трибы *Inuleae* относится род *Inula* (12 видов), в котором есть несколько кавказских и ирано-анатолийских видов, но больше видов неморальных с широким ареалом. В трибе *Anthemideae* количество местных, евро-сибирских и субсредиземноморских s. l. видов как бы уравновешено. В спектре средних родов из этой трибы присутствуют роды *Tanacetum* (15 видов), *Anthemis* (10), *Artemisia* (13).

Таким образом, сем. *Asteraceae*, несмотря на свои полиморфизм и пангейность, выглядит наиболее продвинутым и молодым среди *Magnoliidae*. Это подтверждается высоким родовым полиморфизмом (94 рода в маленькой по площади Армении), соотношением геоэлементов, активными современными видообразовательными процессами, наличием паппуса, обеспечивающего максимальную скорость расселения, а также многочисленными литературными данными.

I подкласс *Liliidae* представляет значительный ботанико-географический интерес. Нами принята система семейств родства лилейных, разработанная Г. Г. Оганезовой (1989), и использованы данные по общему распространению этих семейств, собранные тем же автором. Гинкговский элемент представляют 2 монотипных во флоре Армении семейства *Melanthiaceae* и *Hemerocallidaceae*, а также олиготипный род *Polygonatum* из *Convallariaceae* (географический метод подтверждает целесообразность выделения последнего семейства из *Asparagaceae*, так как и другие роды этого родства (*Convallaria*, *Majanthemum*) входят в бореально-неморальные ФК Евразии).

Порядок *Asphodellales* начинает гондванское сем. *Asphodellaceae*. Во флоре Армении оно включает в себя 4 вида средиземноморского рода *Asphodeline* (2 из которых атропатенские) и 1 вид переднеазиатского рода *Eremurus* — *E. spectabilis*, соэдификатор формации трагакантников.

Следующее сем. *Alliaceae*, того же порядка, состоит из видов самого крупного среди лилиоидных родов исследуемой флоры рода *Allium* (34 вида), а также замечательного атропатено-загросского вида *Nectaroscordum tripedale*. Луки флоры Армении относятся к разным очагам дифференциации в роде и являются представителями разных флористических центров Древнего Средиземья: восточносредиземноморского ряда (*A. myrianthum*), малоазийско-кавказского (*A. kunthianum*, *A. szovitsii*). Горные провинции Передней Азии представлены *A. callidictyon*, *A. rubellum*, *A. dictyoprasum*. Довольно много во флоре атропатенских луков, таких как *A. akaka* и *A. derderianum* (замечательные компоненты осыпных группировок соответственно в нижнем и верхнем поясах гор). С понтической провинцией связано всего 2 вида, широкоареальных голарктических видов тоже всего 2.

Сем. *Hyacinthaceae*, как и луковые, довольно многочисленно в исследуемой флоре. Род *Scilla* включает в себя 7 видов, распределяющихся по отдельным провинциям Кавказского и Армянского нагорий — все своеобразные эндемики (*S. atropatana*, *S. diziensis*), и лишь *S. sibirica* выходит за пределы Древнего Средиземья далеко в Восточноевропейскую провинцию. На Малом Кавказе этот вид замещается *S. caucasica*. Род *Ornithogalum* (11 видов) — сложный в систематическом и в хорологическом отношении. В целом ареал произрастающих в Армении видов этого рода можно охарактеризовать как реликтовый восточносредиземноморско-эвксино-гирканский (*O. sigmoideum*). Род *Bellevalia* (8 видов) включает в себя в основном восточнокавказско-армено-иранские, особенно атропатенские виды (*B. longistyla*, *B. paradoxa*). Род *Muscari* (7 видов) представлен главным образом кавказскими, малокавказскими и переднеазиатскими видами; 1 вид (*M. tenuiflorum*) выходит в Степную провинцию (Лавренко, 1950).

Последнее семейство асфоделовых *Amaryllidaceae* включает в себя только 2 крайне редких реликтовых во флоре республики вида рода *Galanthus* (гирканский и сомхето-иберийский) и восточносредиземноморско-западно-переднеазиатский вид *Sternbergia fisherana*. Лишь 1 вид из этого семейства — западно-переднеазиатский *Ixiolirion montanum* обладает широким фитоценоциклом и многочисленной региональной популяцией.

Пор. *Asparagales* представлен во флоре Армении 2 семействами: *Smilacaceae* и *Asparagaceae*. Единственный восточносредиземноморский реликтовый вид первого из этих семейств *Smilax excelsa* является большой редкостью в исследуемой флоре. Сем. *Asparagaceae* s. str. с центром многообразия в Южной Африке и вторичным центром в Древнем Средиземье, включает в себя в нашей флоре лишь 4 вида рода *Asparagus*. Из них 3 имеют широкий ареал (2 вида уходят в Степную провинцию, 1 — неморальный), а 4-й — солончаковый вид *A. bresleranus* из Нахичеванского солерудника заходит в Армению по долине р. Аракс из Туранской провинции.

Монотипный порядок *Dioscoreales* представлен одним видом *Tamus communis*. Это редкий средиземноморский вид опушек и группировок шибляка.

Порядок *Liliales* более богат видами. Сюда входят упомянутые в начале обзора *Liliidae* мелантиевые. Следующее сем. *Colchicaceae* с центром многообразия в Южной Африке во флоре Армении имеет 2 олиготипных рода: *Merendera* с 3—4 горными видами восточносредиземноморско-западнопереднеазиатского центра дифференциации в этом роде и *Colchicum* с 3 кавказскими видами. В сем. *Iridaceae* роды *Crocus* (2 вида) и *Gladiolus* (5) также представляют восточно-средиземноморско-западнопереднеазиатский центр, а род *Iris* (13 видов) имеет здесь свой восточнокавказско-армено-иранский очаг дифференциации, прекрасно очерченный Кавказской диагональю. В Армении, конечно, больше атропатенских ирисов (*Iris paradoxa*). Есть также 2 вида понтическо-средиземноморских и 1 евро-сибирский (*I. sibirica*). В сем. *Liliaceae* наиболее полиморфен во флоре Армении древнесредиземноморский род *Gagea* (22 вида). Среди них преобладают виды переднеазиатские с более или менее широким ареалом (*G. tenuifolia*, *G. tenera* — иран-среднеазиатский), кавказские и малоазийско-кавказские (*G. chanae*, *G. anisanthos*), 2 вида неморальных и 1 понтический. Все 5 видов рода *Tulipa* стенохорные армено-иранские, 1 вид *T. biflora* — восточносредиземноморско-субсредиземноморско-понтический. 4 стенохорных западнопереднеазиатских вида отмечены в роде *Fritillaria*, а в роде лилия — единственный во флоре малокавказский вид *Lilium szovitsianum*.

Следовательно, семейства родства лилейных во флоре Армении представлены преимущественно переднеазиатскими и средиземноморскими видами. Более богаты видами древнесредиземноморские роды; олиготипные во флоре роды, виды которых сохранились в эксклавах восточносредиземноморской флоры на Кавказе, как правило, свидетельствуют о вельвичиевых и (реже) о гинкговских связях флоры Армении.

Порядок *Orchidales* имеет центром многообразия Юго-Восточную Азию и тропическую Америку. Сем. *Orchidaceae* включает в себя 39 видов флоры республики, большинство которых составляют широкораспространенные палеарктические или неморальные европейские и евро-средиземноморские по ареалу виды. Местный эндемизм выражен слабо и только в Эвксинской, Кавказской и Гирканской провинциях, а также в рефугиумах восточносредиземноморской горно-мезофильной флоры в западной половине Передней Азии. Все виды включены в сообщества неморальной фратрии формаций в понимании В. Б. Сочавы (1979), а роды не имеют тенденции к видообразованию в Армении, наблюдаемой в исследуемой флоре у «эфедровых» (Попов, 1963) родов.

Порядки *Juncales* и *Cyperales* представлены в флоре Армении (в горах) видами, которые в большинстве являются водно-болотными обитателями умеренных и холодных областей Северного полушария. Сем. *Juncaceae* (19 видов) включает 2 рода — *Juncus* (12 видов) и *Luzula* (7). Сем. *Cyperaceae* (103 вида) попадает на последнее место спектра полиморфных семейств за счет второго во флоре по богатству видами рода *Carex* (69 видов). Многие виды упомянутых родов являются обитателями болот, прибрежных солончаков и прочих влажных экотопов, и, следовательно, широко распространенными голарктическими или палеарктическими, атлантическо-средиземноморскими литторальными или, реже, тропико-субтропическими (*Cyperus rotundus*). Среди видов рода *Carex* многие представляют субсредиземноморский или палеарктический геоэлемент, древнесредиземноморский геоэлемент насчитывает 7 видов осок. Видов с меньшими по охвату ареалами мало: это западнопереднеазиатские (*C. tristis*, *C. oreophila*), эвксино-гирканские (*C. oligantha*), иран-пригималайский *C. orbicularis*. Интересны дизъюнктивные ареалы реликтовых осок как у *C. pseudofoetida* (ирано-туранско-сычуаньский).

Сем. *Typhaceae* одноименного порядка представлено в Армении 4 видами той же экологии и того же гинкговского элемента.

Пангейное полиморфное сем. *Poaceae* стоит на 3-м месте в спектре и включает в себя 293 вида. Оно почти полностью состоит из обладающих широким ареалом видов, общих в основном с Палеарктикой, особенно с Понтической провинцией. Однако в приараксинских тугаях встречаются высокодекоративные древнесредизем-

номорско-палеотропические злаки (*Erianthus ravennae*, *Imperata cylindrica*, *Pennisetum orientale*). В число крупных родов флоры входят род *Stipa* (20 видов), в котором представлены переднеазиатские, понтическо- или субсредиземноморско- древнесредиземноморские виды, род *Festuca* (18 видов), в котором преобладают виды неморального флористического комплекса.

Таким образом, во флоре Армении наблюдается типичное и для других древнесредиземноморских флор чрезмерное богатство видами ксерофильных родов, в которых в настоящее время протекают активные видообразовательные процессы, отсутствие выраженной тенденции к видообразованию в мезофильных ФК, за исключением альпийского лугового. Присутствие таксонов, генетически связанных с различными палеофлороценотипами, свидетельствует не только о «бурной» истории флоры, но и о ее смешанном характере, что и находит отражение в современном ботанико-географическом положении Армении на стыке Субсредиземноморского и Древнесредиземноморского субдоминионов Голарктики. По территории Армении проходит граница Кавказской провинции, она и является указанным рубежом. Неестественность границ исследованной флоры, т. е. несоответствие их природным рубежам, делает актуальным дифференциальный анализ флор отдельных флористических районов Армении с целью флористического районирования территории республики и выявления более специфических черт элементарных естественных флор обеих провинций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Камелин Р. В. Кухистанский округ Горной Средней Азии. Л., 1979. 117 с. (Комаровские чтения, XXXI).

Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. СПб., 1909. 174 с. (Зап. АН по физ.-мат. отд-нию. Т. 24. № 1).

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. Вып. 1. М.; Л., 1950. С. 530--548.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Центрально-Азиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 3—15.

Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. ФАН СССР. 1947. Т. 2. С. 18—23.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.

Сагателян А. А. Новые и редкие виды флоры Мегринского района Армянской ССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1230—1234.

Сагателян А. А. Хорологический анализ флоры Армянской ССР // Вопросы анализа региональных флор. Л., 1994. С. 311—321.

Сагателян А. А. Классификация географических элементов флоры Армении // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 25—38.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorology der Zentraleuropaischen Flora. Jena, 1965. Bd 2. 258 S.

Международный университет «Дубна»
г. Дубна, Московская обл.

Получено 14 XI 1995

SUMMARY

The correlation among taxonomical groups of different ranges in the flora of Armenia is established. Flora of the republic contains 3313 species of vascular plants. The spectrum of polymorphic families is typical for Ancient Mediterranian subkingdom in its lower part (*Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Apiaceae*). Among polymorphic genera of the flora are those with mighty sources of xerophyllous speciation in the Middle East: *Astragalus*, *Centaurea*, *Allium*, *Cousinia* and some genera polymorphic in the flora of the Holarctic as a whole (*Carex*, *Vicia*, *Veronica*, *Ranunculus*). An attempt to give some florogenetical remarks is made.

УДК 581.15 : 582.542.1

© С. И. Калинина, Г. Ф. Лайдинен

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ALOPECURUS PRATENSIS* (*POACEAE*) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

S. I. KALININA, G. F. LAIDINEN. MORPHOLOGICAL MODIFICATIONS OF NATURAL POPULATIONS OF *ALOPECURUS PRATENSIS* (*POACEAE*) DURING INTRODUCTION

Проведено сравнительное изучение морфологических признаков репродуктивного побега у популяций *Alopecurus pratensis* в природе (на островах Ладожского и Онежского озер) и при интродукции на торфяные и минеральные почвы Карелии. Установлена генотипическая неоднородность популяций по морфологическим признакам. При интродукции в разных экологических условиях проявляются сходные адаптивные черты в изменении изучаемых признаков — миниатюризация и компенсирующие реакции разной степени выраженности.

На территории Карелии проходит северная граница ареала некоторых видов злаков, культурные сорта которых имеют широкое распространение в лугопастбищном хозяйстве (Раменская, 1958). Известно, что на границе ареалов в нестабильных условиях сильно и резко меняется давление отбора, что приводит к распаду вида на мелкие малоустойчивые, гомогенные популяции и морфобиологические группы, т. е. складываются предпосылки к видообразованию (Синская, 1948; Вавилов, 1965; Купцов, 1971; Магомедмирзаев, 1978; Шмальгаузен, 1983; Грант, 1984; Яблоков, 1987). К тому же, по мнению К. М. Завадского (1968), на границах видовых ареалов происходит изменение характера наследования внутри- и межпопуляционной изменчивости.

Популяции, формирование которых происходит в изоляции, представляют особый интерес, так как именно изоляция определяет появление адаптационных сдвигов, способствует накоплению новых мутаций, изменению нормы реакции (Воронцов, 1968; Солбриг, Солбриг, 1982; Грант, 1984; Яблоков, 1987), повышает вероятность внутрипопуляционной и межпопуляционной дифференциации организмов (Тимофеев-Ресовский, 1958). С другой стороны, изоляция рассматривается как фактор, приводящий к распаду вида на разграниченные местные формы, идущие затем по пути крайней специализации к ограничению форм борьбы за существование одной лишь внутривидовой конкуренцией (Шмальгаузен, 1983), к снижению изменчивости признаков (Магомедмирзаев, 1978; Яблоков, 1987). Но взятые вместе краевые популяции дают большее разнообразие форм, чем центральные (Яблоков, 1987).

В задачу наших исследований входило изучение адаптационных возможностей популяций *Alopecurus pratensis* L., в том числе по фенотипическим признакам на популяционном и межпопуляционном уровнях. Каждому генотипу свойственна определенная норма реакции. Модификационная адаптация позволяет организму в пределах сложившейся нормы реакции оставаться жизнеспособным и продуцировать потомство в новых условиях. Наиболее приспособленная форма в пределах вида та, у которой все количественные признаки близки к средним значениям, так как растения с таким фенотипом обладают возможностью адаптации к большему числу постоянно меняющихся факторов внешней среды ввиду наличия резерва для изменений в обе стороны от средних значений по большинству признаков (Жученко, 1980; Образцов, 1981; Зайцев, 1983). На границах ареалов вида чаще всего условия

произрастания неблагоприятны как для роста, так и для развития. Изменения физиологических и биохимических процессов в варьирующих условиях среды выражаются в изменении морфологических признаков (Куперман, 1968). По изменчивости количественных признаков изолированных популяций в новых условиях произрастания можно представить основные черты организации этих популяций и их адаптивные возможности. Характер изменения популяций зависит от условий среды и от природы популяций (Синская, 1948).

Материал и методика

Исследовали природные популяции *Alopecurus pratensis* и их семенное потомство в условиях интродукции на минеральные и торфяные почвы Карелии. Популяция понимается в трактовке Т. А. Работнова (1950) и Е. Н. Синской (1963). *A. pratensis* на территории Карелии встречается преимущественно в юго-западных районах: в Приладожском флористическом районе — часто как одичавшее, в остальных — как заносное (Раменская, 1958; Винниченко, 1967). Растения *A. pratensis*, произрастающие на том или ином острове, представляют собой отдельную самостоятельную популяцию, поскольку формирование ее происходило в условиях относительной географической изоляции, в различных луговых сообществах (табл. 1). Травостой фитоценозов злаково-разнотравный: злаки представлены 4—7 видами, разнотравье — 8—16, бобовые — 5 видами. Среди злаков доминируют *Alopecurus pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*. В популяциях 30, 32, 35 травостой диффузного сложения, в популяциях 6 и 27 — разреженный.

В местах сбора семенного материала почвы минеральные, в основном кислые (pH 4.1—5.5), с высокой гидролитической кислотностью (2.3—11.1 мг/экв на 100 г почвы), что подтверждает предположение об отсутствии систематического ухода за лугами.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика мест сбора семян *Alopecurus pratensis*

Номер популяции	Остров	Тип почвы	Фитоценоз	Проективное покрытие вида, %
		Ладожское озеро		
6	Валаам	Перегнойноглеевая, супесчаная	Phleetum pratense poacoso-herbosum	2
27	Путсаари	Подбурая, супесчаная, сильно каменистая	Agrostetum tenuis poacoso-herbosum	+
30	Самматсаари	Дерново-элювиально-глеевая, суглинистая	Dactyletum glomerata herboso-poacosum	10
32	Маркатсиман-саари	Дерново-элювиально-глеевая, легко суглинистая	Alopecuretum pratensis poacoso-herbosum	30
35	Пеллотсаари	Дерново-подзолистая, супесчаная	Dactyletum glomerata herboso-poacosum	20
		Онежское озеро		
13	Большой Климецкий (мыс Конда)	—	Dactyletum glomerata herboso-poacosum	3

Примечание. «+» — присутствие вида, «—» — данных нет.

ТАБЛИЦА 2

Сведения об интродукционных питомниках растений *Alopecurus pratensis* на различных почвах

Почва	Год посева	Происхождение семян для посева	Питомник	Номера популяций, использованных для посева
Торфяно-перегнойная низинная	1980	Природа, сбор 1979 г.	1	6, 27, 30, 32, 35
	1984	Питомник 1	2	6, 30, 32, 35, сорт Серебристый
	1984	Природа, сбор 1982 г.	3	6, 27, 30, 32, 35, сорт Серебристый
Дерново-подзолистая среднесуглинистая	1987	Природа, сбор 1982 г.	4	13, 27, 32, 35, сорт Серебристый
	1991	Питомник 4	5	13, 27, 32, 35, сорт Серебристый

Питомники популяций *A. pratensis* были созданы на стационарах Института биологии Карельского научного центра: на торфяной почве — в пос. Эссойла Пряжинского р-на (в 70 км к западу от г. Петрозаводска), на минеральной почве — вблизи г. Петрозаводска. В культуре на торфяной и минеральной почвах помимо популяций с островов изучали сорт Серебристый (контрольная популяция) селекции Северо-западного научно-исследовательского института сельского хозяйства (СЗ НИИСХ).

На мелиорированной торфяно-перегнойной низинной ожелезненной старопахотной окультуренной почве семена природных популяций были высеяны дважды: в 1980 и 1984 гг. (табл. 2). В 1984 г. провели пересев семян, полученных с питомника 1. На дерново-подзолистой среднесуглинистой среднеокультуренной почве посев проводили в 1987 г., а в 1991 г. произвели пересев семян, полученных в питомнике 4. Растения выращивали на фоне полного минерального удобрения. Фосфорно-калийные удобрения вносили осенью: на торфяные почвы (из расчета по действующему веществу в кг/га) — $P_{90}K_{120}$, на минеральные — $P_{60}K_{60}$, азотные удобрения — весной по N_{60} на оба участка.

Изучение популяций *A. pratensis* по ряду морфологических признаков генеративного побега проводили по классификатору семейства *Poaceae* (Классификатор..., 1974) в природе и в культуре — на посевах 2—3-го года жизни. Статистическую обработку данных проводили по общепринятой методике изучения изменчивости (Зайцев, 1984). При изучении изменчивости внутри популяций вариационный ряд составляли из 22 значений того или иного признака генеративного побега каждой популяции. Значения амплитуды межпопуляционной изменчивости получены на основании вариационного ряда, составленного из значений признака всех популяций (152) в рамках отдельного года.

Погодные условия

Характеристика погодных условий за годы исследований представлена в табл. 3. Приводятся сведения за май—июнь, поскольку в этот период происходило формирование генеративных побегов *A. pratensis*.

Из 8 лет наблюдений период май—июнь в 1982 г. был холодным, в 1985, 1992 и 1993 гг. — умеренно теплым, в остальные (1986, 1988, 1989 и 1991 гг.) — теплым. Сумма эффективных температур (> 5 °С) в холодный период оказалась на 76 °С ниже,

ТАБЛИЦА 3

Метеорологические условия в годы исследований
(по данным гидрометеорологической обсерватории г. Петрозаводска)

Питомники	Годы	Среднемесячная температура воздуха, °С		Сумма эффективных температур, >5 °С		Сумма осадков, мм*		Уровень грунтовых вод, см*	
		май	июнь	май	июнь	май	июнь	май	июнь
1	1981	10.1	14.2	181.0	276.0	32.7	136.4	57.0	75.0
	1982	8.8	10.1	133.0	160.0	50.6	97.1	62.0	78.0
2, 3	1985	8.4	12.2	126.0	217.0	37.0	20.1	96.0	104.0
	1986	9.3	16.8	143.0	346.0	76.8	38.2	110.0	119.0
4	1988	9.3	15.4	147.0	326.0	33.0	64.0	—	—
	1989	10.6	16.7	178.0	351.0	18.0	27.0	—	—
5	1992	9.5	14.0	149.0	269.0	36.0	26.0	—	—
	1993	10.5	10.8	174.0	173.0	46.0	53.0	—	—
Средние многолетние данные		7.7	13.1	105.0	263.0	48.0	54.0	—	—

Примечание. 1981—1986 гг. — по поселку Эссойла Пряжинского р-на; 1988—1993 гг. — по г. Петрозаводску. «*» — данные Института биологии КНЦ РАН. «—» — нет сведений.

а в теплый — на 86—161 °С выше средних многолетних значений, т. е. теплообеспеченность этих периодов составила соответственно 80 и 124—144 % от нормы. По уровню влагообеспеченности 1985, 1989 и 1992 гг. оказались сухими (осадков выпало всего лишь 44—61 % от нормы), 1981 и 1982 гг. — влажными (145—166 %), а остальные (1986, 1988 и 1993 гг.) — умеренно влажными или слабозасушливыми (95—113 %).

Таким образом, погодные условия исследуемого периода в 1986, 1988 и 1993 гг. по уровню тепло- и влагообеспеченности соответствуют средним многолетним значениям. В остальные годы отмечены отклонения по этим показателям.

Результаты и их обсуждение

При анализе морфологических признаков некоторых популяций в местах естественного произрастания выявлено, что репродуктивные побеги в каждом из них различаются по большинству параметров (табл. 4). Низкий уровень варьирования характерен лишь для высоты побега (т. е. именно по высоте побега каждая популяция выровнена). На межпопуляционном уровне (табл. 5) сильно варьируют ширина листа, диаметр стеблевого узла и длина нижнего междоузлия (т. е. именно по этим признакам популяции различны). Сходны популяции (низкий уровень межпопуляционного варьирования) по высоте репродуктивного побега, числу стеблевых узлов и длине верхних междоузлий.

В условиях культуры на торфяной почве в каждом из питомников репродуктивные побеги 1-го года генеративного развития вида существенно ниже таковых у популяций в условиях естественного произрастания (табл. 4). На 2-й год они выше, в том числе и у сорта Серебристый, независимо от погодных условий вегетационного сезона. Однако репродуктивные побеги 2-го года также не достигают высоты, отмеченной для таковых у популяций в местах естественного произрастания. Побеги в посевах 1984 г., созданные семенами разного происхождения, но развивающиеся в одинаковых погодных условиях (питомники 2 и 3), практически равны по высоте в каждом

ТАБЛИЦА 4

Популяционные значения морфологических признаков репродуктивного побега *Alopecurus pratensis*

Признаки	В природе	Торфяные почвы				Минеральные почвы			
		1		2		4		5	
		1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й
Высота генеративного побега, см									
$M_п$	110.5—126.8	63.6—70.9	72.5—86.0	81.0—86.9	97.6—103.0	88.8—103.2	89.7—98.3	71.8—80.4	92.9—98.3
$V_п$	8.3—9.9	6.8—10.9	10.6—13.3	7.8—9.2	8.3—11.1	5.7—21.9	8.5—12.6	10.3—15.0	6.3—14.9
$M_с$	—	70.9	77.8	81.0	99.8	88.8	98.3	80.4	98.3
$V_с$	—	10.9	12.5	9.2	9.4	21.9	12.6	11.1	6.9
Высота побега до верхнего листа, см									
$M_п$	—	—	—	58.9—62.0	69.0—74.1	62.3—65.2	61.4—67.3	52.0—58.0	60.6—68.4
$V_п$	—	—	—	9.1—14.4	7.5—13.1	5.9—21.2	10.4—12.9	11.2—15.6	11.2—21.9
$M_с$	—	—	—	60.0	71.8	62.3	67.2	56.6	68.4
$V_с$	—	—	—	9.1	9.3	21.1	12.1	14.2	12.1
Диаметр стебля, мм									
$M_п$	1.7—2.2	1.9—2.4	2.4—2.8	3.3—3.7	2.1—2.4	2.2—2.5	2.6—3.3	2.3—2.6	2.2—2.5
$V_п$	18.0—27.1	15.3—21.9	17.0—21.9	13.9—17.6	18.1—22.7	13.2—17.8	17.1—23.5	16.6—20.2	16.7—25.0
$M_с$	—	2.4	2.5	3.7	2.2	2.5	3.3	2.6	2.5
$V_с$	—	21.9	18.1	17.6	18.1	16.7	17.1	18.5	16.7
Длина листа, см									
$M_п$	15.1—20.0	11.1—12.8	10.8—14.2	13.9—15.9	17.0—23.4	11.0—13.9	12.6—16.0	15.0—17.1	10.0—11.8
$V_п$	18.6—42.0	26.7—37.4	17.5—24.5	16.5—21.0	17.2—49.0	16.8—29.6	18.8—25.8	15.6—22.3	19.4—22.6
$M_с$	—	12.8	12.1	15.8	19.8	11.0	16.0	16.5	11.8
$V_с$	—	37.4	24.5	16.5	17.2	24.7	25.8	21.3	19.4

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Признаки	В природе	Торфяные почвы				Минеральные почвы			
		1		2		4		5	
		1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й
Ширина листа, мм									
$M_п$	4.7—8.4	7.5—8.3	9.0—9.7	7.5—9.2	7.4—8.7	8.0—9.0	9.6—11.4	8.6—10.7	8.1—9.4
$V_п$	12.9—33.5	16.7—27.2	14.9—20.9	14.0—18.2	11.8—23.8	16.1—21.7	10.4—17.6	13.3—18.5	14.8—19.1
$M_с$	—	8.3	9.3	8.5	7.4	8.8	11.4	10.3	9.4
$V_с$	—	27.2	20.5	18.0	20.8	19.2	10.4	18.5	14.8
Длина соцветия, см									
$M_п$	6.9—9.0	6.8—7.5	7.5—8.4	6.5—7.3	7.5—8.5	6.7—7.5	8.2—10.2	6.7—7.6	6.9—7.2
$V_п$	13.5—27.2	16.5—18.6	16.4—20.0	15.4—18.1	11.9—22.8	15.2—19.8	14.0—24.7	17.1—23.6	18.8—23.9
$M_с$	—	7.5	8.4	8.5	7.5	7.3	10.2	7.6	6.9
$V_с$	—	18.2	19.4	17.5	16.8	15.4	21.9	18.1	20.7
Ширина соцветия, мм									
$M_п$	—	—	—	6.3—6.8	4.5—5.2	5.2—7.1	6.3—7.3	4.7—5.2	5.6—6.6
$V_п$	—	—	—	7.7—14.6	12.9—17.6	14.3—21.6	12.2—25.3	11.4—17.6	13.3—19.4
$M_с$	—	—	—	6.8	5.1	6.4	7.3	5.2	6.6
$V_с$	—	—	—	14.4	13.8	20.3	15.4	17.6	14.7
Диаметр стеблевого узла, мм									
$M_п$	2.1—4.0	2.5—3.1	3.2—3.7	4.4—4.7	3.2—3.6	3.1—3.6	3.9—4.7	3.3—3.6	3.2—3.7
$V_п$	13.4—21.2	15.5—28.3	16.0—19.4	11.4—12.5	14.5—20.9	12.2—20.0	15.3—23.5	12.8—14.6	13.2—19.4
$M_с$	—	3.1	3.4	4.7	3.1	3.5	4.7	3.6	3.6
$V_с$	—	20.2	16.0	11.6	17.2	13.2	15.3	13.9	13.1

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Признаки	В природе	Торфяные почвы				Минеральные почвы			
		1		2		4		5	
		1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й
Число стеблевых узлов, шт.									
$M_п$	3.4—3.8	2.9—3.0	2.4—2.9	3.4—3.7	3.6—3.8	2.9—3.4	3.0—3.1	3.3—3.4	2.8—3.2
$V_п$	15.0—20.1	10.1—24.1	17.0—20.8	13.5—15.4	16.4—18.8	12.4—22.3	9.5—17.9	14.7—23.5	13.3—19.5
$M_с$	—	2.9	2.5	3.5	3.6	2.9	3.1	3.4	3.0
$V_с$	—	24.1	20.5	14.6	18.1	22.3	13.8	14.7	16.8

Примечание. 1, 2, 4, 5 — номера питомников; 1-й, 2-й — год генеративного развития; $M_п$ — среднее значение признака; $V_п$ — коэффициент вариации, % для изучаемых популяций; $M_с$, $V_с$ — эти же показатели для сорта Серебристый; «—» — нет данных.

ТАБЛИЦА 5

Морфологические признаки репродуктивного побега *Alopecurus pratensis* (межпопуляционный уровень)

Признаки	В природе	Торфяные почвы						Минеральные почвы			
		1		2		3		4		5	
		1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й
Высота генеративного побега, см											
M	121.0	67.4	79.0	83.9	100.6	86.2	106.0	98.1	92.6	77.4	95.3
V	7.5	4.8	7.1	3.2	2.1	1.9	3.4	11.4	9.9	12.5	9.4
Высота побега до верхнего листа, см											
M	—	—	—	60.7	71.2	61.4	73.2	71.2	64.6	55.6	64.4
V	—	—	—	2.0	2.9	5.1	2.4	14.6	11.8	14.1	14.9

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Признаки	В природе	Торфяные почвы						Минеральные почвы			
		1		2		3		4		5	
		1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й
Диаметр стебля, мм											
M	1.9	2.2	2.6	3.5	2.3	2.4	2.3	2.4	2.9	2.4	2.3
V	13.9	10.6	6.6	5.4	5.9	6.9	9.1	16.6	20.6	18.4	22.9
Длина листа, см											
M	18.3	12.2	12.1	15.4	21.1	16.0	20.9	13.1	14.0	16.4	11.1
V	15.2	6.1	12.2	5.7	12.7	5.4	5.3	23.8	23.1	19.3	22.4
Ширина листа, мм											
M	6.7	8.1	9.3	8.4	8.1	9.0	8.4	7.2	9.1	9.7	8.5
V	31.4	4.8	3.1	7.2	7.0	9.9	5.0	16.8	19.2	16.2	16.4
Длина соцветия, см											
M	7.6	7.0	7.8	6.7	7.9	6.6	7.7	7.2	9.1	7.1	7.0
V	15.5	5.0	4.9	5.0	6.4	2.9	5.7	16.8	19.2	19.9	21.0
Ширина соцветия, мм											
M	—	—	—	6.6	5.0	6.4	4.8	5.7	6.7	5.0	6.0
V	—	—	—	3.6	5.8	7.4	2.7	18.1	17.2	14.8	16.2
Диаметр стеблевого узла, мм											
M	3.0	2.8	3.4	4.5	3.3	4.5	3.4	3.4	4.2	3.4	3.4
V	31.3	11.5	6.0	2.9	8.3	4.2	8.0	16.6	19.3	13.9	16.7
Число стеблевых узлов, шт.											
M	3.5	2.9	2.6	3.6	3.7	3.5	3.8	3.2	3.1	3.4	2.9
V	6.5	1.7	8.4	3.6	2.3	2.7	3.4	16.7	14.0	17.7	16.5

Примечание. 1—5 — номера питомников; 1-й, 2-й — год генеративного развития; M — среднее значение признака; V — коэффициент вариации, % для изучаемых популяций; «—» — нет данных.

из наблюдаемых вегетационных сезонов и превосходят побеги из питомника 1. Следовательно, погодные условия вегетационных сезонов 1985—1986 гг. оказались более благоприятными для ростовых процессов *Alopecurus pratensis* — это сочетание умеренных температур воздуха и осадков ниже нормы (1985 г.) или более высоких температур и большего количества осадков (1986 г.) (табл. 3). Избыточное количество влаги (145—166 % от нормы в 1981 и 1982 гг.) даже при сравнительно высоких среднемесячных температурах воздуха тормозит ростовые процессы у растений *A. pratensis*, произраставших в питомнике 1.

Изменение высоты репродуктивного побега в культуре происходит как за счет уменьшения числа стеблевых узлов, так и за счет изменений длины каждого из междоузлий. Наряду с уменьшением высоты репродуктивного побега у популяций 30 и 32 в 1-й год репродуктивного развития на торфяных почвах (питомник 1) происходит уменьшение линейных размеров всех признаков репродуктивного побега. У популяции 35 при уменьшении высоты генеративного побега увеличивается длина и ширина листа, длина соцветия, диаметр узла. Как уже было показано, в условиях естественного произрастания варьирование высоты репродуктивного побега на популяционном и межпопуляционном уровнях слабое. В культуре на торфяных почвах на популяционном уровне варьирование высоты побега увеличивается до среднего и остается слабым. Больше различаются репродуктивные побеги популяции 35, т. е. именно эта популяция менее однородна. Сорт Серебристый отличается еще большей невыровненностью побегов по высоте. У изучаемых популяций при интродукции на торфяные почвы сохраняется такой же уровень внутрипопуляционной изменчивости (от слабого до высокого) признаков репродуктивного побега, как и в природных условиях.

Изменение показателей репродуктивного побега *A. pratensis* год от года в условиях торфяных почв неоднозначное. Так, у каждой популяции, в том числе и у сорта Серебристый, высота репродуктивного побега 1-го года генеративного развития, длина листа и длина соцветия меньше, чем 2-го, независимо от условий выращивания. Однако абсолютные значения длины листа зависят от погодных условий вегетационного сезона: в 1986 г. у растений *A. pratensis* длина листа оказалась значительно больше (17.0—22.5 см), чем в 1985 г. (13.9—16.8 см). Формирование репродуктивных побегов в 1986 г. происходило в благоприятных условиях тепло- и влагообеспеченности (соответственно 93 и 113 % от нормы), а в 1985 г. — при дефиците осадков (56 % от нормы). На межпопуляционном уровне в условиях культуры на торфяной почве длина листа и соцветия у *A. pratensis* меньше (табл. 5), чем у природных популяций. В то же время ширина листа, диаметры стебля и стеблевого узла, наоборот, в условиях культуры больше, чем в природе. Межпопуляционная изменчивость всех изучаемых признаков у *A. pratensis* в условиях торфяных почв значительно ниже, чем в условиях естественного произрастания. Снижение степени межпопуляционного варьирования у *A. pratensis* свидетельствует о том, что условия торфяных почв нивелируют межпопуляционную морфологическую гетерогенность *A. pratensis*.

Таким образом, при переносе в культуру на торфяную почву у природных популяций *A. pratensis* морфологические изменения осуществляются в сторону миниатюризации побегов, а также компенсирующей изменчивости признаков, степень выраженности которой корректируется погодными условиями.

В культуре на минеральных почвах в 1-й год генеративного развития (1988 г.) средняя высота репродуктивного побега популяций *A. pratensis* колеблется от 88.8 (сорт Серебристый) до 103.2 см (популяция 35). Эти значения ниже соответствующих величин у природных популяций и расположены в пределах, отмеченных для торфяных почв в годы, благоприятные для ростовых процессов. Внутрипопуляционное варьирование высоты побега сильно выражено лишь у сорта Серебристый. У интродуцированных популяций высота побега варьирует слабо. Остальные признаки репродуктивного побега у каждой популяции варьируют в средней или сильной степени, т. е. уровень популяционной изменчивости у *A. pratensis* такой же, как и в

условиях естественного произрастания; по всем признакам побега, кроме высоты, популяции разнокачественны.

На межпопуляционном уровне варьирование всех признаков побега выше (среднее или сильное), чем на торфяных почвах. На 2-й год генеративного развития (3-й год жизни растений, 1989 г.) снижаются абсолютные значения высоты побегов у изучаемых популяций, но несколько увеличиваются у сорта Серебристый. У интродуцированных популяций уменьшается также число стеблевых узлов, но увеличиваются параметры листа, соцветия, величина диаметра стебля. У сорта увеличиваются значения всех признаков побега. Уровень популяционной изменчивости высоты побегов у данных популяций остается низким. У сорта снижается варьирование практически каждого из изучаемых признаков. Лишь длина междоузлий варьирует сильно и у побегов 2-го года генеративного развития (как у сорта, так и у интродуцированных популяций).

Судя по приведенным данным, вегетационный сезон 1989 г. для *A. pratensis* оказался неблагоприятным. В мае и июне при температурах воздуха выше средне-многолетних значений количество атмосферных осадков оказалось соответственно в 2.6 и 2.0 раза меньше. Уменьшение высоты репродуктивного побега, числа стеблевых узлов и значений длины междоузлий у популяций *A. pratensis* позволяет судить об их повышенном влаголюбии. Увеличение же большинства параметров побега у сорта Серебристый (контрольная популяция) отражает большее соответствие сложившихся условий требованиям сорта. У потомства (в питомнике 5) наблюдались те же тенденции, что и у исходных (питомник 4) форм. Только в этом эксперименте худшие погодные условия сложились на 2-й год генеративного развития вида. Следовательно, адаптация природных популяций в условиях минеральных почв проходит по такому же типу, как и на торфяных почвах: миниатюризации и компенсирующей изменчивости разной степени выраженности.

Известно, что общий размер растений органичен энергетическими ресурсами и зависит от их положения в экологических системах (Будыко, 1975; Куркин, 1976). Уменьшение репродуктивного побега в условиях как торфяных, так и минеральных почв свидетельствует о наличии факторов, ограничивающих ростовые процессы у данного вида. Это могут быть и низкое плодородие почв, и усиливающаяся в агроценозах внутривидовая конкуренция за ограниченные ресурсы. Конкуренция сильнее проявилась у природных популяций *A. pratensis*, поскольку в условиях естественного произрастания их доля составляла 2—30 % травостоя, и в этом случае значение имела межвидовая борьба за существование в фитоценозе. Экологические условия торфяных почв более суровы, чем минеральных, так как именно на торфяных почвах обнаруживается низкая межпопуляционная изменчивость большинства признаков репродуктивного побега. Усиление степени межпопуляционного варьирования изученных признаков *A. pratensis* в условиях минеральных почв показывает соответствие этих условий требованиям вида, поскольку морфологическая неоднородность сильнее выявляется в более благоприятных условиях (Синская, 1948).

Таким образом, на основании изучения морфологических признаков репродуктивного побега *A. pratensis* в различных экологических условиях Карелии установлено следующее.

1. Природные популяции *A. pratensis* неоднородны по морфологическим признакам. Внутрипопуляционная изменчивость большинства признаков репродуктивного побега колеблется от средней до высокой. Наименее варьирующий признак у *A. pratensis* в условиях естественного произрастания — высота растений.

2. При интродукции на торфяные и минеральные почвы Карелии в процессе адаптации у растений *A. pratensis* выявлены однотипные изменения в структуре репродуктивного побега: «миниатюризация» (уменьшение размеров всех признаков побега) и компенсаторные реакции (при уменьшении размеров одних признаков увеличиваются размеры других).

3. В условиях интродукции (на торфяных и минеральных почвах) изучаемые популяции *A. pratensis* сохраняют тот же уровень внутрипопуляционной изменчиво-

сти (от среднего до высокого). Именно внутрипопуляционное разнообразие позволяет растениям *A. pratensis* произрастать в новых экологических условиях на фоне меняющихся факторов внешней среды.

4. Усиление степени межпопуляционного варьирования изученных признаков *A. pratensis* в условиях минеральных почв по сравнению с торфяными показывает, что условия минеральных почв более благоприятны для роста и развития *A. pratensis*.

5. Погодные условия оказывают существенное влияние на изменчивость признаков репродуктивного побега *A. pratensis*: морфологическая неоднородность в популяциях *A. pratensis* больше в годы, по уровню тепло- и влагообеспеченности близкие к средним многолетним значениям.

Исследование выполнено частично на средства Государственной научно-технической программы «Биологическое разнообразие» (№ 004192).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будыко М. И. Экологические факторы эволюции // Журн. общей биологии. 1975. Т. 36. № 1. С. 36—47.

Вавилов Н. И. Избранные труды. М.; Л., 1965. Т. 5. 786 с.

Винниченко Е. Ф. Многолетние травы — основной источник кормов. Петрозаводск, 1967. 150 с.

Воронцов Н. М. Дивергенция видов на стыках ареалов // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. Т. 1. С. 202—207.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев, 1980. 587 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.

Зайцев Г. Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М., 1983. 288 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Классификатор семейства *Poaceae*. Л., 1974. 14 с.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М., 1968. 223 с.

Купцов А. И. Элементы общей селекции. Новосибирск, 1971. 375 с.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Магомедмирзаев М. М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений // Общая генетика. Эволюция и популяционная генетика. М., 1978. Т. 3. С. 130—168.

Образцов А. С. Биологические основы селекции растений. М., 1981. 271 с.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 465—483.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л., 1948. 526 с.

Синская Е. Н. Проблемы популяций у высших растений. Л., 1963. 124 с.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982. 488 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция, элементарные явления и факторы микроэволюционного процесса // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317—336.

Шмальгаузен И. И. Пути закономерности эволюционного процесса // Избранные труды. М., 1983. 360 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Институт биологии Карельского
научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 2 X 1995

SUMMARY

Comparative study of morphological characteristics of reproductive tillers in populations of *Alopecurus pratensis* L. in nature and during the introduction in the peat and mineral soils of Karelia has been carried out. Genotypical heterogeneity of the populations in morphological characteristics has been detected. During the introduction in diverse ecological conditions similar adaptive trends in the changes of the studied characteristics (miniaturization and compensatory reactions expressed to different degrees) are revealed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 001.4 : 581.163

© M. P. Solntseva

ON THE APPLICATION OF DOUBLE NAMES FOR CHARACTERIZING APOMICTIC PLANTS[1]

М. П. СОЛНЦЕВА. ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ДВОЙНЫХ НАЗВАНИЙ ПРИ ХАРАКТЕРИСТИКЕ АПОМИКТИЧНЫХ РАСТЕНИЙ

The embryological classification of apomixis, is presented which takes account of the character of sporogenesis and gametophytogenesis, reveals the structural basis of genetic variation in the progeny of apomicts. The character of sporogenesis, which clarifies the sources of the recombination variability of apomicts, to determine the basic form of apomixis. The phenomena of sporogenesis (normal, or with disturbances) is a «form» of apomixis. This is the basic foundation of apomixis, which is connected with the disturbances of the process of fertilisation or with its loss completely. The mode of the embryo origin is the most essential element of apomixis and it has been defined as a «type» of apomixis namely. For the sake of exhausive description of apomictic plants it seems advisible to characterise both sides of this mode of reproduction. The mode of the embryo formation, as the most essential moment of apomixis, is used as a nown and the nature of the sporogenesis as an adjective.

We know what we mean when using the term «apomixis», but we cannot define it precisely yet. Apomixis in different plants has been usually understood as a mode of reproduction of plants in which no fusion of gametes and their nuclei takes place (Winkler, 1908; Johansen, 1950; Maheshwari, 1950). But something is wrong here. This definition is erroneous for the flowering plants. In angiosperms plants this notion was applied in preceedings investigations to the phenomenon of seed formation without fertilisation and vegetative reproduction. References to the names of classical works of first investigators of apomixis are omitted in this paper for brevity. Their famous names are well known. I would like to remind here only a tendency to change the volume of the notion and make precise some definitions.

G. Tackholm (1922) introduced the term «agamospermy» in order to distinguish two different modes of reproduction in angiosperms. It is means that the reproduction takes place without the fusion of the gametes by seeds. So apomixis began to be divided into agamospermy and vegetative reproduction. Gradually the notion apomixis became narrowed and now the majority of specialists excluded the vegetative reproduction from apomixis (Khokhlov, 1967; Solntseva, 1969; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Naumova, 1992, et al.). Adventive embryony (nucellar and integumental embryony) has a some resemblance to the vegetative reproduction, although has the essential difference in a range of sides (Naumova, 1989). It is a natural way of the seed reproduction before all. The formation of the embryoides in callus culture, describing as somatic embryogenesis, is excluded from apomixis usually (Koltunow, 1993) because it is the way of the artificial reproduction.

At present in the works devoted to apomixis problems, unfortunately, are defined as any form of asexual reproduction in plants (Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Koltunow, 1993). This definition is wrong too. In flowering plants in majority of cases there are male and female reproductive structure in the same flower (or in different flowers) —

[1] This paper was prepared on accordance with the report on the Workshop «Apomixis and Taxonomy», wich was held in Pruchonice (Czech Republic), 8—11 August 1995.

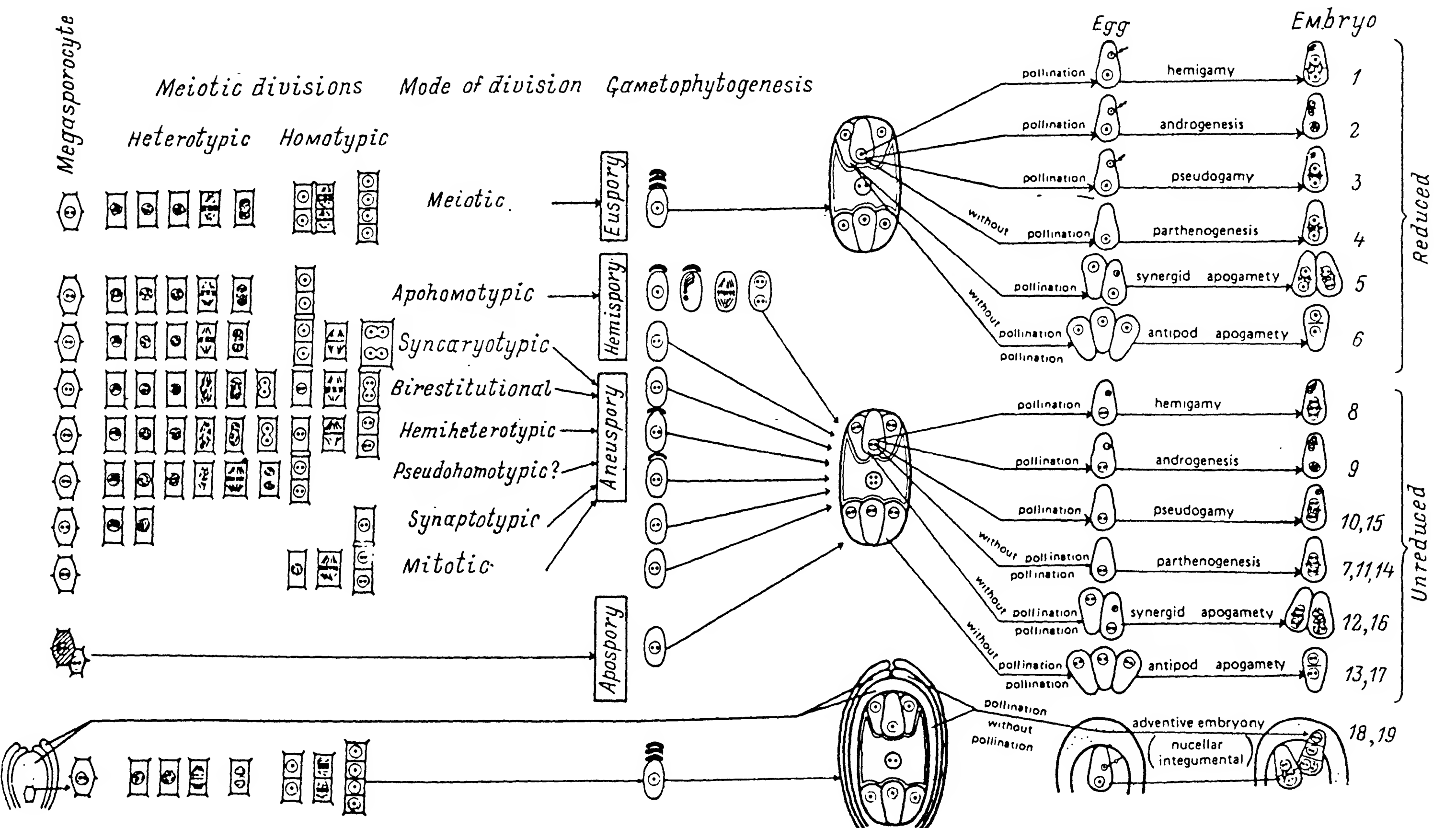


Fig. 1. Scheme of the embryological classification of apomixis in Angiosperms.

A single nucleolus represents the reduced chromosome number, two nucleoli the anreduced number and so on. The ways of apomixis: *1* — eusporic hemigamy, *2* — eusporic androgenesis, *3* — eusporic pseudogamy, *4* — eusporic parthenogenesis, *5* — eusporic apogamety (synergid), *6* — eusporic apogamety (antipod), *7* — hemisporic parthenogenesis, *8* — aneusporic hemigamy, *9* — aneusporic androgenesis, *10* — aneusporic pseudogamy, *11* — aneusporic parthenogenesis, *12* — aneusporic apogamety (synergid), *13* — aneusporic apogamety (antipod), *14* — aposporic parthenogenesis, *15* — aposporic pseudogamy, *16* — aposporic apogamety (synergid), *17* — aposporic apogamety (antipod), *18* — adventive embryony (nucellar), *19* — adventive embryony (integumental).

stamens and pistils. Male (pollen and sperms) and female (embryo sac and egg) sexual elements can be found just inside it. What's more, in apomictic plants female sexuality is even more pronounced.

In the flowering plants, a great majority of ways of apomictic development is just associated with the sexual process though the process itself is disturbed (Solntseva, 1990). The double fertilization is one of the main characteristic traits of flowering plants. As it is known, the egg and the central cell nucleus must be fertilized by the sperm, prior to formation of the new sporophytic generation. In apomictic angiosperms, it is a very rare case that the egg cell and the endosperm would develop autonomously without any influence of the male gametophyte. In the majority of apomictic plants the central nucleus is fertilized or at least stimulated to further development by pollination. In some types of apomixis the fertilization of the egg cell takes place, but it does not complete the fusion of the gametes nuclei. This fusion takes place in hemigamy, androgenesis, or pseudogamy.

Pseudogamy (Battaglia, 1963; Solntseva, 1969) is a phenomenon of fertilization of the egg by the sperm without conjugation of its nuclei. The male nucleus degenerates soon in the egg cell, but stimulates the egg nucleus to further development. Usually, this term is used to define the phenomenon of apomixis when only fertilization of the central nucleus occurs (Nogler, 1984). According to my opinion, application of the term «pseudogamy» in the latter case is absolutely wrong. At the second stage of fertilization, the true fertilization of the central nucleus happens, but not the false fertilization, or pseudofertilization. This particular circumstance S. G. Navashin (1898) paid his attention to as just at the end of the last century. It would be more correct to define the phenomenon of the fertilization of only the central nucleus without fertilization of the egg as «centrogamy» instead of «pseudogamy».

In the flowering plants, the majority cases of apomixis are not apomixis in the strict sense, when it is translated from Greek. Proceeding from the strict implication of the term (i. e. «without mixing»), only parthenogenesis, apogamety and adventive embryony may be placed in this category only on the condition that the second act of fertilization does not take place, which is a very rare phenomenon. All other cases traditionally regarded as apomixis are, in fact, the cases of hemiapomixis. With these reservations, we prefer to regard apomixis in flowering plants within the traditional limits which include hemigamy, androgenesis, pseudogamy, parthenogenesis, apogamety and adventive embryony. All the abovementioned phenomena of apomixis are defined as «types» of apomixis. They represent the main characteristic features of apomixis. These categories of apomixis are placed in the right part of my scheme of apomixis classifications (fig. 1). The modes of embryo origin at the reduced (haploid) and unreduced (nonhaploid) embryo sacs are arranged according to the degree of disturbances in the sexual process (or degree of participation of the sperm in the incomplete sexual process). The sources of embryo formation from the egg or other cells of the embryo sac (synergide or antipodal cells) are given too.

Types of apomixis

Hemigamy is placed next to the normal fertilization. After the true double fertilisation, but without caryogamy in the zygote, the embryo contains male and female nuclei (Battaglia, 1945). Sometimes, the male and female nuclei may fuse in course of the further development of the embryo, and then formation of «hybrid» nuclei takes place (Solntseva, 1974).

Androgenesis is placed below hemigamy in the scheme (fig. 1). Androgenesis is the process of the embryo's development after the sperm has penetrated the egg cell. The nucleus of the egg cell, however, degenerates, or deactivated, while the embryo keeps on developing, and its nuclei are of male origin. Yet, only genetically evidence of this phenomenon is available; the embryological data are absent.

Pseudogamy is the development of the embryo starts also after penetration of the sperm into the egg cell. But after stimulation the egg divides, the sperm nucleus degenerates or desactivates. The nuclei of this embryo are of the maternal origin only.

Parthenogenesis signifies the development of the egg cell into the embryo without penetration of the sperm into the egg cell. The embryo's development is stimulated by fertilization of the central cell nucleus (or nuclei) either by the germinating pollen tubes, or by pollination only, or, though very rarely, without any influence on the part of the male sphere.

Apogamety means the development of the embryo not from the egg cell but from other cells of the embryo sac: from synergids (synergid apogamety), or an antipod cell (antipodal apogamety). Fertilization of the egg cell may occur, and fertilization of the nucleus (or nuclei) of the central cell takes place definitely. An apogametic embryo will reach maturity only provided the endosperm has been developing.

In most cases, apomictic embryos represent by themselves derivatives from cells of the female gametophyte. This phenomenon has been called «gametophytic apomixis» (Stebbins, 1950). More rarely, embryos can develop from somatic cells of the ovule (Naumova, 1992), from nucellar cells (nucellar embryony), or the integument (integumental embryony). Still, their development proceeds exactly inside the gametophyte. In most cases, double fertilization takes place. More rarely, the embryo develops from the somatic cell autonomously, without fertilization in the embryo sac. Either after fertilization, or without it, the endosperm must developed in the embryo sac system. Exceptions from this rule are extremely rare.

I define all the above mentioned phenomena as the «types» of apomixis. They represent the main characteristic features of apomixis.

On the other hand, apomixis is characterized by the presence or absence of regularity in sporogenesis (meiosis, in particular) and by the way of the embryo sac formation. Disturbances of meiosis development is one of the cause of the heterogeneity of the apomictic plants (Solntseva, 1989a, b). Different degrees of disturbance in sporogenesis (and meiosis) I term the «forms» of apomixis (Solntseva, 1969). Therefore, the following forms of apomixis are recognised: euspory, hemieuspory, aneuspory and apospory.

Forms of apomixis

Euspory — the form of apomixis which is characterised by formation the reduced megaspore after normal meiosis by tetrad cells formation from the megasporocyte. As the result of the gametophytes development is the haploid usual dipolar, 8-nuclei, embryo sac (in another case the other types ES is developed).

But sometimes formation of diploid embryo sac takes place. The diploid embryo sac in *Allium nutans* L. occures (Håkansson, 1951; Håkansson, Levan, 1957) because premeiotic endomitotic doubling of chromosome number in megasporocyte (4n) occurs. Following meiosis I and II divisions lead to formation of the diploid embryo sac nuclei. The normal crossingover characterises this form of apomixis, therefore parthenogenetical posterity has some genetical distinction from the parent form. Its symbol is 2n.II.2.1+1, e. g. diploid, disporic, with two mitosis and definitive distribution of the nuclei on the poles is 1:1.

Hemieuspory (or shortly hemispory) — the form of apomixis that is characterised by formation from the megasporocyte reduced dyad (second meiotic division is omitted) but the following development gives the diploid elements of embryo sac, because the uplication of chromosome number at the first embryo sac division (Datura-type embryo sac) takes place (Satina, Blakeslee, 1935) or at third mitotic divisions (Rubus nitidioides-type), where two restitution (diploid) nuclei are form in micropillar part of the ES (Thomas, 1940). The symbol in *Datura* is 2n.II.3.1+1, e. g. diploid disporic, whith three

mitosis an definitive distribution nuclei on the poles is 1:1. The symbol of *Rubus nitidioides* is 2n.II.2.1.+1.

Aneuspory — the form of apomixis that is characterized by formation of the unreduced spores (diploid, tetraploid) from megasporocyte. The disturbances of the meiosis takes place by different types of division.

The synkaryotypic division is the phenomenon when meiosis I pass normaly, but fusion of nonsister nuclei takes place during the second meiotic division (Oxyria-type). In *Oxyria* (Edman, 1929) a normal crossingover in meiosis I takes place, it means that nuclei have a genetical distinction from parents nuclei in dikaryon embryo sac mother cell. Its symbol is 2n.IV.2.1+1, e. g. diploid, tetrasporic, with two mitosis and distribution nuclei is 1:1.

The hemiheterotypic division — the formation of the restitution nucleus after first meiotic division. But in one case (Taraxacum-type) as a result of meiosis II a dyad of diploid cell is formed (Juel, 1905). In other case the meiosis II did not accompanied by cell wall formation (Ixeris-type) and coenomegaspore contains two unreduced nuclei (Okabe, 1932). In this type of division in meiosis I it was discovered as univalent, as bivalent of chromosome, where the crossingover takes place. Therefore the resulting diploid nuclei did not have a genetical similar to the parent nucleus.

The birestitution division — the formation of the restitution nucleus after both meiotic divisions (Rudbeckia-type, tetraploid). In meiosis I has univalent and bivalent in this type division (Battaglia, 1963). The crossingover in some chromosomes did not make new nuclei genetically identical to parents. And higher ploidy of the nucley makes this distinction more visible. Its simbol is 4n.IV.3.1+1, e. g. tetraploid, tetraspore, with three mitosis and distribution nuclei 1+1.

The synaptotypic division — only a tendency to meiosis because the synaptic glomerate is formed (Potentilla-type). In the megasporocyte (Smith, 1963) chromosomes have possibility to reach a zygotene or pachytene degree of paireness and contraction, but no further. The chromosomes gradually came in desinapse and decondensed and after wards the nucleus divides without reduction of chromosome number. Because of the close collapse and interchange of chromosomes at synizesis take place, the crossingover possible is occurs. After such disturbances meiosis I the megasporocyte, which remains diploid, becomes EMC. After distribution of daughter nuclei in the first mitosis two nuclear embryo sac are formed. But this nuclear division is not followed by cell division. Two next mitosis lead to formation an 8-nucleate, entirely diploid embryo sac. The formula is 2n.IV.3.1+1 (diploid, from four megaspores, with three mitotic divisions and distribution the nuclei on the poles is 1+1).

The mitotic division — meiosis is completely fall out mitosis in the megasporocyte. It increases markedly (Antennaria-type) and becomes the embryo sac mother cell (Juel, 1906). The metaphase chromosomes have a somatical appearance in the first mitotic division of the gametophyte. This germinated megasporocyte is impossible to consider neither be- nor tetrasporic. It is mitotical only, its simbol is M — mitose. Two diploid nuclei are the result of the 1st mitotic division. After two more mitoses an 8-nucleate, dipolar embryo sac is formed. The formula this embryo sac is 2n.M.3.1+1, e. g. diploid, mitotic, with three mitotic division and with the definitive distribution the nuclei on the poles is 1:1. The embryo sac nuclei are genetically identical to one another and to the mathernal sporophyte. In previous classification this type has been reffered to as generative or gonial apospory. However, since the embryo sac begins development from the megasporocyte, it is more logical to regard it as aneuspory, specially since when new terms this development as «apomeiotic spory» were given (Battaglia, 1983). Moreover G. A. Nogler's (1984 : 482) reminding that in Eupatorium there is a shift from the typical «tipo mitotico» (Antennaria-type) to the «tipo meiotico» (either Taraxacum-type or a complete meiosis), be convinced us, that this phenomenon is right to classify as aneuspory.

A. Gustafsson (1934), discovered the new type of meiotic division, and named it as pseudohomotypic division. But the pseudohomotypic division is a question yet. The results of E. Battaglia's (1948, 1950), F. Fagerlind's (1947) and B. Bergmann's (1950) reinvestigated refuted A. Gustafsson's (1934) date on the presence of pseudohomotypic divisions

both in *Taraxacum* species, an in other apomicts. My investigations of *Taraxacum alatum* support these investigators' opinion. The V. Kaul and D. Singh data (1980) on the Indian *Taraxacum* did not prove pseudohomeotypic divisions.

But M. Chennaveeraiah and R. Patil (1971) have found, in *Blumea eriantha*, besides Taraxacum-type of the embryo sac development, the pseudohomotypic division with arrangement of only univalent's chromosome in metaphase plate. Further development leads to the formation of diploid dyads. Diploid embryo sac is formed from the lower cell. The authors of this investigation state also the new type of division where the first division of meiosis leads to diploid dyads formation. Further division of each dyad's nuclei follows the pattern seen in the I meiotic division and leads to formation of reduced spores. If nuclei are spaced closely, they appear to be fused. That leads to the origination of diploid mother cell of ES. In other words, meiosis I is substituted for the homotypic division, and meiosis II — for the heterotypic one. Then the nuclei appear to be fused with the formation of diploid embryo sac nuclei. This type of development could be included in the present classification of the embryo sac of apomictic plants, if the more sharp pictures of chromosomes' image were given. A special cytological investigations are needed to prove division of this kind.

Apospory — the form of apomixis that is characterised by formation of the initial of the embryo sac not from megasporocyte but from somatic cell of ovule. Only two types of aposporous embryo sac can be distinguished — 8-nuclei embryo sac (Hieracium-type), and 4-nuclei one (Panicum-type). Apospory is indicated by a simbol A in the formula, e. g. 2n.A.3.1+1 in Hieracium-type, or 2n.A.2.2+0 in Panicum-type, e. g. diploid, aposporic, two mitoses, with definitive nuclei arranged on the poles as 2+0. All these probably ways of the embryo sac development have been represented on the fig. 2.

The typization of the embryo sacs, made after analysing the peculiarities of euspory, hemieuspory, aneuspory and apospory as well as the mode of gametophytogenesis reveal the sources of recombinatory variability of regular apomicts. In their hemiapomicts types, where the sexual process is not completed by karyogamy, the mode of the embryo formation (hemigamy, pseudogamy, androgenesis) determines the character of genetic interrelation of parents gametes. In most cases parthenogenesis is accompanied by the development of endosperm, mostly of the sexual nature. In the adventive types the sexual process also stimulates formation and differentiation of the adventive embryo.

In this classification I take into consideration the all possible cases of the modification of the genetical processes (chromosomen modification), when be able to exert one's influence on the some pecularities of recombination in the offspring from its parent. That's why I believe, that the times of the induction of the megasporocyte or aposporical cell, which did not change genetic processes of the nuclear prosperity, is not essential. The ultilization both the idea of the times of the induction begining of the development (impedispory, quasispory) proposal (suggestion) by C. Crane (1989) and idea of the lost of the definite stadies from the development cycle of the plant (Khokhlov, 1976) did not arrive my aim. It does not help to discover the possible way of the becoming the very higer variability of the apomictic plants, in spite of they did not have (or limit) the wide possibility including the flow of the genes for the restriction of the sexual process. This scheme of apomixis with completing of the embryo sac classification with the detalisation of the sporogenesis disposition and the gametophytogenesis during the developing of the embryo sac help to realize the sources of the recombination variability in the apomictic plant.

For the aim of the exhaustive description the phenomenon of apomixis in one or other plants, it is advisable to characterise two sides of this mode of reproduction. The mode of the embryo formation, as the most essential moment of apomixis, is used as a noun and the nature of the sporogenesis as adjective.

For instance, according to our system of binary names the hemiheterotypic parthenogenesis is present in *Taraxacum alatum*, or commonly aneusporic parthenogenesis. Aneusporic hemigamy is present in *Rudbeckia laciniata*, or more detailed hemiheterotypic hemigamy, when Ixeris-type 2n.IV.2.1+1 embryo sac takes place, and birestitutional

Fig. 2. The classification of the types of the embryo sac development of the apomictic plants.

Name of type: *1* — Panicum, *2* — Hieracium, *3* — Antennaria, *4* — Potentilla, *5* — Rudbeckia, *6* — Ixeris, *7* — Taraxacum, *8* — Oxyria, *9* — Rubus nitidioides, *10* — Datura, *11* — Allium nutans.

hemigamy, when tetraploid embryo sac is formed. In *Rudbeckia bicolor* (Kóscińska-Pajak, 1980) eusporic hemigamy or meiotic hemigamy, e. g. apomixis takes place on the haploid level. Different ways of the apomixis realising you may trace in the scheme (fig. 1). Its number is 19 now.

The phenomenon apogamety is very interesting for the practic selection. It is discovered on the haploid and diploid level. It is source polyembryony, it is marked in many species of different families. My list of apogamety consists from 201 species of 77 families, in both Monocotyledones (77 and 17) and Dicotyledones (124 and 53) now. In my investigated apogamety was discover too.

Eusporic synergid apogamety is discovered in *Carya illinoinensis*, *Cephalaria gigantea*, *Fragaria ananassa*, *Hordeum vulgare*, and *Sternbergia fischeriana* but aneusporic apogamety in *Argyropsis candida*, *Taraxacum alatum*, *Poa glauca*, *P. palustris*, *Rudbeckia laciniata*. Aneusporic antipodal apogamety is discovered in *R. laciniata*. The one of the embryo was developed from egg cell, the other embryo — from an antipodal cell. Both embryo was mature (Solntseva, 1973).

We may say that apomixis in flowering plants is a secondary mode of reproduction in which disturbances of sporogenesis (or only) sexual process take place up to their complete loss. The formation of the embryo proceeds inside the gametophyte, on the basis of morphological structures inherent for seed production.

Acknowledgements

The author thanks Prof. R. Czapik from Jagelonian University in Cracow (Poland) for her well-disposed discussion of my classification of apomixis and valuable advises.

LITERATURE CITED

Asker S. E., *Jerling L.* Apomixis in higher plants. Philadelphia, 1992. 297 p.

Battaglia E. Fenomeni citologici nuovi nella microsporogenesi («semigamia») e nella microsporogenesi («Doppio nucleo di restituzione») di *Rudbeckia laciniata* L. (nota preventiva) // Nuovo. Giorn. bot. Ital., n. s. 1945. Vol. 52. N 1. P. 34—38.

Battaglia E. Ricerche sulla parameiosi restituzionale nel genere *Taraxacum* // Caryologia. 1948. Vol. 1. N 1. P. 1—47.

Battaglia E. L'aterazione del della meiosi nella riproduzione apomictica di *Erigeron karwinskianus* D. C. var *mucronatus* D. C. (*Asteraceae*) // Caryologia. 1950. Vol. 3. N 2. P. 165—204.

Battaglia E. Apomixis // Recent advances in the embryology of Angiosperms. Delhi, 1963. P. 221—264.

Battaglia E. Embryological questions. 5. Discussion of the concepts of spore, sporogenesiș and apospory, in relation to the female gametophyte of angiosperms // Ann. Bot. Roma. 1983. Vol. 41. P. 1—25.

Chennaveeraiah M. S., *Patil R. M.* Apomixis in *Blumea* // Phytomorphology. (Delhi). 1971. Vol. 21. N 1. P. 71—76.

Crane Ch. A proposed classification of apomictic mechanisms in flowering plants // Apomixis newsletter. N 1. Orstom, 1989. P. 11—19.

Edman G. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Oxyria* Hill. nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen uber einige andere Polygonaceen // Acta Horti Berg. 1929. Bd 9. H. 7. S. 165—291.

Fagerlind F. Makrosporogenese und Embryosakbildung bei agamospermischen Taraxacum-Biotypen // Sven. bot. tidskr. 1947. Bd 41. H. 3. S. 365—390.

Gustafsson A. Die Formenbildung der total apomikten // Hereditas. 1934. Bd 19. H. 3. S. 259—283.

Håkansson A. Parthenogenesis in *Allium* // Bot. Notis. 1951. H. 2. P. 143—179.

Håkansson A., *Levan A.* Endoduplicational meiosis in *Allium odorum* // Hereditas. 1957. Bd 43. H. 2. S. 179—200.

Johansen A. Plant embryology // Chronica botanica. 1950. N 24. P. 1—1305.

Juel H. O. Tetradenteilung bei *Taraxacum* and anderen Cichorieen // K. Sven. Vetenskapsakad Handl. 1905. Vol. 39. N 4. P. 1—21.

Kaul V., *Singh D.* Embryological studies on Indian *Taraxacum* Weber. embryo sac, endosperm and embryo // Nuovo Giorn. Bot. Ital. 1980. Vol. 114. N 6. P. 277—294.

Khokhlov S. S. Apomixis: the classification and distribution in Angiosperms plants // Uspechi sovremennoj genetics. M., 1967. Vol. 1. P. 43—105. (In Rus.).

Khokhlov S. S. The evolutionary genetic problems of apomixis in angiospermes // Problems of evolutim, genetics and breeding of apomictic plants New Delhi. 1976. P. 3—17.

Khokhlov S. S. The list of the flowering plants in which meet the apomixis // S. S. Khokhlov, M. I. Sajtseva, P. Kuprianov. The revealing of the apomictic forms in flora of the flowering plants of the USSR. Saratov, 1978. P. 24—88. (In Rus.).

Koltunow A. M. Apomixis: embryo sacs and ebmryos formed without meiosis of fertilization in ovules // Plant cell. 1993. Vol. 5. P. 1425—1437.

Kóscińska-Pajak M. Embryo and endosperm in *Rudbeckia bicolor* Butt. // Acta biol. Cracow, 1980. Ser. Bot. Vol. 22. N 1. P. 71—79.

Maheshwary P. An introduction to the embryology of Angiosperms. New York, 1950. P. 1—453.

Naumova T. N. Are adventive embryony and gametophytic apomixis fundamentally different types of agamospermy? // Apomixis newsletter. Orstom, 1989. Vol. 1. P. 55—56.

Naumova T. N. Apomixis in angiosperms — nucellar and integumental embryony in higher plant. Philadelphia, 1992. P. 1—144.

Navashin S. G. Resultate einer Revision der Befruchtugsvorgange bei *Lilium martagon* and *Fritillaria tenella* // Proc. Acad. Sci. St. Petersbourg, 1898. Vol. 9. N 4. P. 377—382.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 476—518.

Okabe S. Parthenogenesis in *Ixeris dentata* // Bot. Mag. (Tokyo). 1932. Vol. 46. N 548. P. 518—523.

Satina S., *Blakeslee A. F.* Cytological effects of a gene in *Datura*, which causes dyad formation in sporogenesis // Bot. Gaz. 1935. Vol. 96. N 3. P. 521—532.

Smith G. L. Studies in *Potentilla* L. I. Embryological investigations into the mechanisms of agamospermy in British *P. tabernaemontana* Aschers. // New Phytol. 1963. Vol. 62. N 3. P. 264—282.

Solntseva M. P. Principles of embryological classification of apomixis in Angiosperms // Revue cytol. biol. veget. 1969. T. 32. P. 371—377.

Solntseva M. P. The types the embryo sac development and morphology of the embryo in *Rudbeckia laciniata* L. // Embryology of angiosperms plants. Kishinew, 1973. P. 47—57. (In Rus.).

Solntseva M. P. Disturbances in the process of fertilization in Angiosperms under hemigamy (Hemigamy — its manifestation in plants) // Fertilization in higher plants. Amsterdam, 1974. P. 311—324.

Solntseva M. P. Classification of embryo sacs of apomictic plants, including the structural basis of heterogeneity among embryo sac nuclei // Apomixis newsletter. Orstom, 1989a. Vol. 1. P. 4—9.

Solntseva M. P. Structural foundation of heterogeneity of diploid apomicts // Fourth national conference on cytogenetics. 2—6 October. Vratza, Bulgaria, 1989b. P. 92—100.

Solntseva M. P. What, then is apomixis in flowering plants? // Apomixis newsletter. Orstom, 1990. Vol. 2. P. 28—33.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Täckholm G. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa* // Acta horti berg. 1922. Bd 7. H. 1. S. 97—381.

Thomas P. T. Reproductive versality in *Rubus*. II. The chromosome and development // J. Genet. 1940. Vol. 40. N 1—2. P. 119—128.

Winkler H. Über Parthenogenesis und Apogamie in Pflanzenreiche // Progr. bei Bot. 1908. Bd 3. S. 293—454.

International centre «Bioecological control»
Saint-Petersburg, Russia

Received 28 II 1996

РЕЗЮМЕ

Рассматриваются особенности апомиктического размножения цветковых. Представлена эмбриологическая классификация апомиксиса покрытосеменных, в которой различаются типы апомиксиса (способ происхождения зародыша и его источник) и формы апомиксиса (формы нарушения спорогенеза вплоть до его полного выпадения). Эти две стороны семенного размножения и определяют источники изменчивости у апомиктов. Предложена классификация

зародышевых мешков апомиктичных растений, в которой учитывается многообразие генетических процессов, протекающих при мейозе или при его нарушениях. Для исчерпывающей характеристики апомиктов следует определять обе стороны этого способа размножения. Способ образования зародыша как наиболее существенный элемент апомиксиса обозначается существительным, а нарушения спорогенеза — прилагательным. Приводятся примеры образования бинарных терминов, характеризующих природу данного апомикта.

УДК 581.8 : 581.47 : 582.739 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© Д. Д. Соколов

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ANTHYLLIS* S. STR. (*PAPILIONACEAE*, *LOTEAE*)

D. D. SOKOLOFF. COMPARATIVE STUDY OF FRUIT ANATOMY IN *ANTHYLLIS* S. STR. (*PAPILIONACEAE*, *LOTEAE*)

Анатомическое строение плодов 19 из 22 видов рода *Anthyllis* s. str. изучено с целью выявления дополнительных диагностических признаков подродов и секций. Наиболее важными диагностическими признаками оказались особенности ориентации волокон в пергаментном слое и наличие или отсутствие коричневых клеток в перикарпии. Типовой подрод наиболее четко обособлен по анатомическому строению плодов. Подтверждена правильность отнесения *A. lemanniana* к подроду *Anthyllis* s. str., а не к подроду *Barba-Jovis*. Виды подрода *Cornicina* надежно отличаются от видов подрода *Terniflora* по строению перикарпия, однако оба этих таксона не удается отграничить по этому признаку от подрода *Barba-Jovis*.

Общепринятая система трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) до сих пор отсутствует. В частности, существуют разные взгляды на объем рода *Anthyllis* L., распространенного в основном в Средиземноморье. Одни авторы, например M. Willkomm (1880), выделяют из его состава роды *Tripodion* Medik. (= *Physanthyllis* Boiss.), *Dorycnopsis* Boiss. и *Cornicina* Boiss., другие принимают *Anthyllis* в широком объеме (Cullen, 1968; Polhill, 1981, и др.). Особенно широкой трактовки рода придерживается З. В. Акулова (1985), которая включает в него также и монотипный род *Hymenocarpos* Savi. P. Lassen (1986, в: Greuter, Raus, 1986) признает самостоятельность *Hymenocarpos* и *Anthyllis*, но объединяет первый род с *Cornicina*. Мы считаем необходимым обособление от *Anthyllis* s. str. родов *Tripodion*, *Hymenocarpos* s. str. и *Dorycnopsis*, но не принимаем род *Cornicina* Boiss. (Тихомиров, Соколов, 1996; Tikhomirov, Sokoloff, 1996, 1997).

Деление *Anthyllis* на подроды и секции обсуждалось меньше, чем вопрос об объеме этого рода. По крайней мере со времени работы M. Willkomm (1880) не ставилось под сомнение подразделение *Anthyllis* в его самом узком понимании на 4 секции: *Aspalathoides*, *Oreanthyllis*, *Anthyllis* (*Vulneraria*) и *Dorycnioides*. Нами предложен новый вариант системы рода. В нем принято 4 подрода: *Barba-Jovis*, *Terniflora*, *Cornicina* и *Anthyllis*. Подрод *Barba-Jovis* состоит из 4 секций: *Dorycnioides*, *Aspalathoides*, *Oreanthyllis* и *Sericeae* (Тихомиров, Соколов, 1996). Ни одна из секций, принятых Willkomm (1880), не соответствует таксону какого-либо ранга в нашей системе: большинство видов, помещенных им в секцию *Oreanthyllis*, перенесено нами в секцию *Dorycnioides*; 2 вида, включенных ранее в секцию *Aspalathoides*, выделены в новый подрод *Terniflora*, и т. д. При ревизии системы рода мы опирались на оригинальные данные по морфологии листьев, соцветий, цветков и плодов, а также на литературные сведения о строении пыльцевых зерен и о хромосомных числах.

Очевидный интерес представляет расширение круга признаков, которые учитываются при выделении подродов и секций. Анатомическое строение плодов в систематике язвенников никто не использовал, хотя во многих группах мотыльковых этот признак является более важным таксономическим критерием, чем внешняя морфо-

логия бобов. Ранее в результате изучения структуры перикарпия были выявлены устойчивые различия между таксонами разных рангов: разновидностями культурных растений (гороха — Александров, Александрова, 1935; кормовых бобов — Федотов, Лотова, 1967), видами одного и того же рода (*Trifolium* — Яковлев, 1932; *Lupinus* — Атабекова, 1958; *Lathyrus* — Алимочкина, 1991; *Lotus* — Arambarri, 1993), представителями разных родов и триб бобовых (Fahn, Zohary, 1955; Лосева, Лотова, 1996).

Данные об анатомическом строении плодов представителей *Loteae* отрывочны. В работе M. Fuskó (1914) содержатся важные сведения о бобах *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen (*Coronilla emerus* L.), *Coronilla varia* L., *Ornithopus sativus* Brot. и *Lotus corniculatus* L. A. Fahn и M. Zohary (1955) изучили около 100 видов бобовых, 8 из которых относятся к *Loteae*. С. И. Лосева и Л. И. Лотова (1996) описали строение и развитие плода у *Anthyllis vulneraria* L. и *Coronilla varia*, а O. Borsos (1975) — у *Lotus corniculatus*. Бобы 3 лядвенцев рассмотрены A. Arambarri (1993). Кроме того, описано строение перикарпия у видов рода *Dorycnopsis* (Tikhomirov, Sokoloff, 1997).

Задачей нашей работы было изучение анатомии плодов представителей рода *Anthyllis* s. str., выявление диагностических признаков подродов и секций и сравнение бобов язвенников с плодами других представителей трибы *Loteae*. В понимании объема рода, его подродов и секций мы следуем нашей таксономической обработке (Тихомиров, Соколов, 1996). Объем видов *A. vulneraria* и *A. montana* L. принят согласно «Flora Europaea» (Cullen, 1968).

Материал и методика

Изучены плоды 19 из 22 видов рода *Anthyllis* s. str. Исследованные виды приведены в таблице. Для сравнения изучены также представители близких родов, в частности единственный вид рода *Hymenocarpos*, единственный вид рода *Tripodion*, все виды рода *Ornithopus*, оба вида рода *Hammatolobium*, а также *Coronilla coronata* L., *C. repanda* (Poir.) Guss., *C. scorpioides* (L.) Koch, *C. securidaca* L., *C. valentina* L., *C. varia* L., *Dorycnium pentaphyllum* Scop., *D. graecum* (L.) Ser., *D. rectum* (L.) Ser., *D. hirsutum* (L.) Ser., *Hippocrepis biflora* Spreng., *H. emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. et Sprun.) Lassen, *Lotus benthamii* Greene, *Lotus denticulatus* (Drew) Greene, *L. edulis* L., *L. nubicus* Hochst., *L. nuttallianus* Greene, *L. oroboides* (Humboldt, Bonpland et Kunth) Ottley, *L. polyphyllus* Clarke, *L. roudairei* Bonnet, *L. scoparius* (Torr. et Gray) Ottley, *L. unifoliolatus* (Hook.) Benth., *L. wrangelianus* Fish. et Mey. и др.

Материалом послужили коллекции гербария Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (P), плоды, собранные автором в природе в Европейской России, и плоды, любезно предоставленные нам З. В. Акуловой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН), J. P. Boivin (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris) и С. Р. Майоровым (МГУ). Кроме того, плоды ряда видов *Anthyllis* были получены из Jardin Botanique National de Belgique, Jardim Botanico da Universidade de Lisboa, Botanischer Garten Universität Bern, Botanischer Garten der Technichen Hochschule Aachen. Плоды видов *Ornithopus* получены из гербариев Royal Botanical Gardens, Kew, New York Botanical Garden и Instituto de Botanica Darwinion (Argentina). В нашем распоряжении не было плодов *A. plumosa* Dominguez, *A. aegaea* Turrill и *A. lagascana* Gonzalez. Первые 2 вида относятся к секции *Dorycnioides*, 3 — к секции *Sericeae*.

Плоды *A. vulneraria* фиксировали в 70 %-ном этаноле. Плоды других видов были получены сухими. Для размягчения их несколько дней выдерживали при t = 56 °C в смеси равных объемов глицерина, 96 %-го спирта и воды. Для изготовления срезов брали 5—10 плодов каждого вида. Плоды *A. vulneraria* изучены на более обширном материале. С помощью салазочного микротома делали продольные и поперечные срезы, а также срезы, ориентированные под углом 45° к продольной оси плода. Для изучения выбирали среднюю часть боба. Толщина срезов составляла 20 мкм. Для закрепления плодов при резке их заливали (без пропитки) в парафин. Часть срезов обрабатывали флороглюцином и соляной кислотой, часть — рутениевым красным.

Основные признаки анатомического строения плодов видов рода *Anthyllis* s. str.

Виды	Признаки											
	строение перикарпия в области средней жилки и брюшного шва					строение перикарпия в области створки						
	1	2	3	4	5*	6	7*	8*	9*	10	11	12
	Subgen. *Barba-Jovis* V. Tichom. et D. D. Sokoloff											
	Sect. *Dorycnioides* DC. emend. V. Tichom. et D. D. Sokoloff											
A. barba-jovis L.	О	–	1/11—30	1/>100	+	О	–	Кр	2	4—7	4—15	+
A. aurea Host	О	–	1/1—10	2/11—30	–	О	–	Кр	2	4—7	4—7	+
A. polycephala Desf.	П	–	1/11—30	2/31—100	–	О	–	Кр	2	2—7	2—3	+
A. ramburei Boiss.	П	–	0/0	2/31—100	–	О	–	Л	1	4—7		+
A. rupestris Cosson	±	–	1/1—10	2/31—100	–	О	–	Кр	2	8—15	2—3	+
A. tejedensis Boiss.	П	–	0/0	1/31—100	–	О	–	Кр	1	2—3		+
A. warnieri Emberger	О	–	2/0—10	2/31—100	+	О	–	—	2	2—3	1—3	±
A. onobrychioides Cav.	±	+	1/11—30	1/31—100	±	О	–	Кр	2	4—7	2—7	+
	Sect. *Aspalathoides* DC.											
A. hermanniae L.	О	–	0/0	1/31—100	±	О	–	Кр	2	4—7	2—7	+
A. hystrix (Willk. ex Barceló) Cardona, Contandriopoulos et Sierra Ràfols	О	–	1/1—10	1—7/31—100	+	О	+	Кр	2	4—7	2—7	+
	Sect. *Sericeae* V. Tichom. et D. D. Sokoloff											
A. henoniana Cosson	О	–	0/0	1—5/31—100	–	О	+	Кв	1	2—7		+
	Sect. *Oreanthyllis* Griseb.											
A. montana L. s. l.	О	–	0/0	2/11—30	–	О	+	Кр	2	8—15	2—7	+

ТАБЛИЦА (*продолжение*)

Виды	Признаки											
	строение перикарпия в области средней жилки и брюшного шва					строение перикарпия в области створки						
	1	2	3	4	5*	6	7*	8*	9*	10	11	12
	Subgen. *Terniflora* V. Tichom. et D. D. Sokoloff											
A. cytisoides L.	О	+	1/1—10	1/31—100	+	О	+	Кр	2	4—15	4—7	+
A. terniflora (Lag.) Pau	О	–	1/1—10	1—3/11—30	+	О	+	Кр	2	4—15	4—15	+
	Subgen. *Cornicina* Akulova ex V. Tichom. et D. D. Sokoloff											
A. lotoides L.	О	–	0/0	0/0	–	Б	–	Кр	2	2—7	4—15	+
A. hamosa Desf.	О	–	1/11—30	2/31—100	–	О	–	Кр	2	16—32	4—7	+
A. cornicina L.	О	–	2/11—30	0/0	–	Б	–	Кр	2	16—32	4—7	+
	Subgen. *Anthyllis*											
A. lemanniana R. T. Lowe	П	–	1/0—10	1/>100	+	±	(–)	Кр	1	2—7		+
A. vulneraria L. s. l.	П	–	1/0—10	1/>100	+	±	–	Кр	1	2—7		+

Примечание. Признаки: 1 — форма плодов в поперечном сечении («О» — округлые или почти округлые, «П» — продолговатые, «±» — плоды промежуточной формы); 2 — клетки с кристаллами в наружной части тяжа волокон в районе брюшного шва («+» — наличие, «–» — отсутствие); 3 — число тяжей волокон в области средней жилки/общее число клеток на поперечном срезе во всех тяжах; 4 — число тяжей волокон в области брюшного шва/общее число клеток на поперечном срезе во всех тяжах (для признаков 4 и 5 использованы лишь следующие пределы варьирования числа волокон: 0; 1—10; 11—30; 31—100; >100); 5 — пергаментный слой в области средней жилки («+» — не прерывается, «–» — прерывается, «±» — не прерывается, хотя значительно тоньше, чем в области створки); 6 — клетки наружного эпидермиса («О» — с окрашенным в коричневый цвет содержимым, «Б» — бесцветные, «±» — коричневое содержимое удается наблюдать не во всех клетках); 7 — коричневые или красно-коричневые клетки в субэпидермальной зоне («+» — наличие, «–» — отсутствие, «(–)» — окрашенные клетки встречаются очень редко, и поэтому не попадают на большинство срезов); 8 — внутренний слой субэпидермальной зоны («Кр» — клетки с кристаллами, «Л» — линзовидные клетки без кристаллов, «Кв» — почти квадратные в поперечном сечении клетки без кристаллов, «–» — клетки без специальных морфологических особенностей); 9 — число массивов волокон в пергаментном слое; 10 — число слоев клеток в наружном массиве волокон; 11 — число слоев клеток во внутреннем массиве волокон (для признаков 10 и 11 приняты только следующие пределы варьирования числа слоев: 1; 2—3; 4—7; 8—15; 16—32); 12 — внутренняя зона («±» — один прерывистый слой клеток, «+»— 1—7 слоев вытянутых в тангенциальном направлении и нередко облитерированных клеток, «++» — несколько слоев крупных, более или менее изодиаметрических клеток). * Таксономически наиболее значимые признаки.

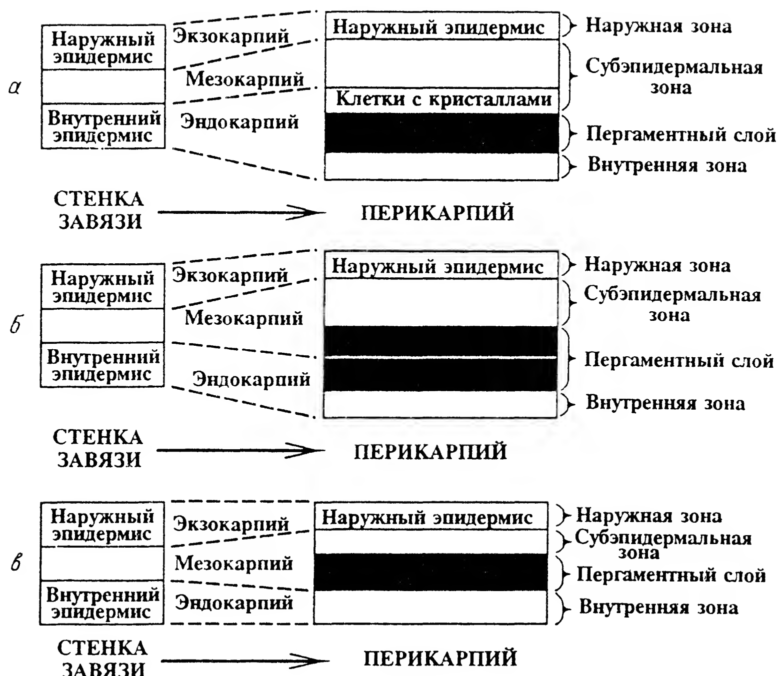


Рис. 1. Схема, показывающая различную природу пергаментного слоя в разных группах мотыльковых и поясняющая основные термины, которые используются в этой работе для описания перикарпия.

а — *Pisum* sp. (по данным Александрова и Александровой, 1935), *б* — *Astragalus* sp. (по данным Roth, 1977), *в* — *Hedysarum caucasicum* Bieb. (по данным Лосевой и Лотовой, 1996).

Срезы заключали в глицерин. После кипячения плодов в щелочной среде готовили препараты пергаментного слоя перикарпия. Все рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1.

Описывая плоды язвенников, мы не используем традиционное деление перикарпия на экзо-, мезо- и эндокарпий. Существуют 2 подхода к определению этих понятий: 1) они определяются исходя из структуры зрелого плода (Имс, Мак Даниэльс, 1935);[1] 2) предпочтение отдается данным о развитии плода: экзокарпий определяется как совокупность производных наружного, а эндокарпий — внутреннего эпидермиса плодолистика, мезокарпий составляют производные его мезофилла (Александров, 1966). Мы считаем, что второй подход более целесообразен в исследованиях, связанных с выявлением таксономических признаков. Кроме того, в соответствии с ним выполнено большинство описаний анатомической структуры бобов, в том числе классические работы M. Fucskó (1914) и В. Г. и О. Г. Александровых (1935). Далее мы будем употреблять термины «экзо-», «эндо-» и «мезокарпий» только в понимании Александрова (1966).

Обширные данные, накопленные по развитию плодов мотыльковых (Fucskó, 1914; Александров, Александрова, 1935; Roth, 1977; Лосева, Лотова, 1996, и др.), позволяют убедиться в том, что в разных таксонах набор тканей, входящих в экзо-, эндо- и мезокарпий, может быть различным. В частности, пергаментный слой, представляющий собой характернейшую черту боба, у одних растений находится в эндокарпии, у других — в мезокарпии, а у третьих — частично в мезо-, а частично — в эндокарпии (рис. 1).

[1] Этот подход доведен до своего рода логического предела в работе I. Roth (1977), где принимается, что эндокарпий в ряде случаев может вообще не содержать производных внутреннего эпидермиса плодолистика.

Исследование развития плодов не входило в задачи нашей работы. Отрывочные данные о развитии бобов представителей трибы *Loteae* позволяют наметить деление перикарпия язвенников на экзо-, эндо- и мезокарпий только в общих чертах. Лосева и Лотова (1996 и личное сообщение), изучив развитие плода *A. vulneraria*, выделяют в нем 2-слойный экзокарпий, состоящий из эпидермиса и гиподермы, 4-слойный мезокарпий из неодревесневших клеток и 6—7-слойный эндокарпий, наружный слой которого представлен более или менее изодиаметрическими клетками с кристаллами, средние 3—4 слоя — волокнами, а 2 внутренних слоя — облитерированными неодревесневшими клетками. При изучении зрелых плодов *A. vulneraria* нам ни разу не удалось наблюдать морфологически выраженной гиподермы. Следовательно, либо вид изменчив по этому признаку, либо граница между экзо- и мезокарпием не всегда может быть выявлена при изучении зрелого плода. Не проще и вопрос о наружной границе эндокарпия (см. далее). Эта и другие трудности заставили нас в этой работе отказаться от использования традиционного деления перикарпия на экзо-, мезо- и эндокарпий. Основные термины, которыми мы пользуемся в этой работе при описании перикарпия, отражены на схеме (рис. 1).

Результаты

Плоды язвенников — невскрывающиеся бобы. Они скрыты в чашечке у большинства видов или выступают из нее (*A. hermanniae* L., *A. hystrix* (Willk. ex Barceló) Cardona, Contandriopoulos et Sierra Ráfols, *A. onobrychioides* Cav., *A. hamosa* Desf. и др.). Карпофор хорошо развит только у *A. vulneraria* и *A. lemanniana* R. T. Lowe, составляющих типовой подрод. Дву- и многосемянные плоды характерны для всех видов подрода *Cornicina* (*A. cornicina* L., *A. hamosa* и *A. lotoides* L.) У остальных язвенников бобы обычно 1-семянные. Многосемянные плоды могут быть прямыми (*A. lotoides*), закрученными (*A. cornicina*) или согнутыми (*A. hamosa*). 1-семянные бобы представителей подрода *Barba-Jovis* и подрода *Terniflora* яйцевидные или продолговатые. У видов типового подрода завязь и плоды сплюснутые с боков, асимметричные: средняя жилка значительно превышает по длине брюшной шов, в месте перехода от карпофора к телу плода она резко изогнута вниз и направлена под острым углом к карпофору, а затем описывает широкую дугу; брюшные жилки идут в направлении, продолжающем карпофор. В целом контур плодов *A. vulneraria* и *A. lemanniana* при виде сбоку можно сравнить со строчной латинской буквой «q». Носик на верхушке боба развит в различной степени, но особенно длинный он у *A. hamosa*. Узкое крыло по краю плода обычно есть у *A. cornicina* и видов типового подрода. Бобы уплощенные у *A. vulneraria*, *A. lemanniana* (рис. 2, *7*) и некоторых видов секции *Dorycnioides* (см. таблицу), у остальных язвенников они округлые или овальные в поперечном сечении (рис. 2, *1—6*). У *A. terniflora* (Lag.) Pau плоды с поперечными ребрами.

Анатомическое строение плодов язвенников отвечает общему плану анатомического строения боба. В перикарпии можно выделить наружную зону, субэпидермальную зону, пергаментный слой и внутреннюю зону (рис. 1). Наружная зона представлена эпидермисом. Субэпидермальная зона (которую можно назвать также наружной паренхимой) (Roth, 1977) состоит из изодиаметрических либо более или менее вытянутых в тангенциальном направлении клеток, причем клетки внутреннего слоя обычно имеют одревесневшие стенки и содержат кристаллы. В субэпидермальной зоне расположены проводящие пучки. В области брюшного шва и средней жилки пучки крупные; снаружи от проводящих тканей обычно расположены одревесневшие волокна. В области створок пучки более мелкие, волокна отсутствуют. Пергаментный слой (который называют также твердым или склеренхимным слоем) (Roth, 1977) состоит из одревесневших волокон. В области брюшного шва, а иногда и в области средней жилки пергаментного слоя нет. Внутренняя зона состоит из клеток с неодревесневшими стенками.

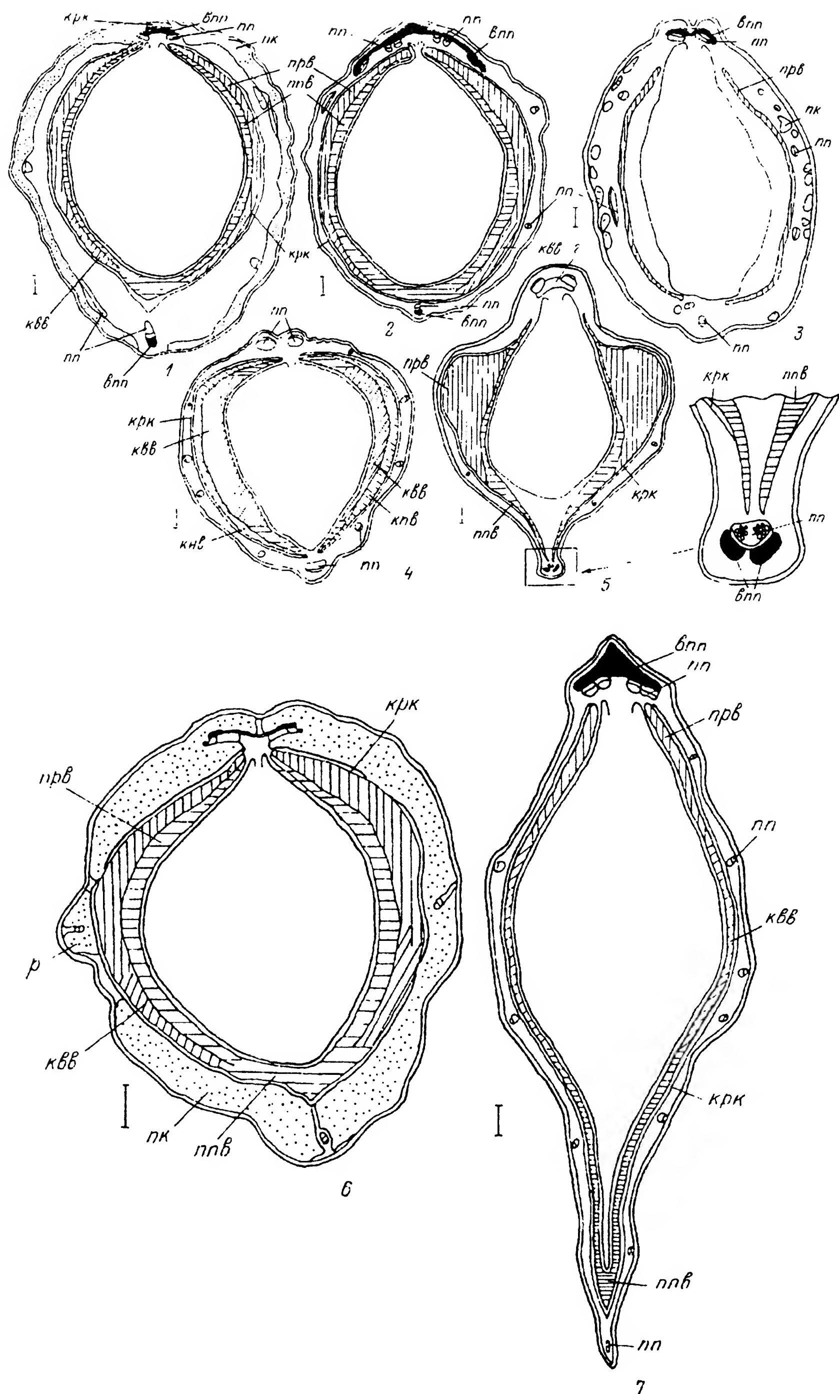


Рис. 2. Схемы строения плодов видов *Anthyllis* в поперечном сечении. Срезы сделаны в средней частъ боба.

1 — *A. cytisoides*, *2* — *A. barba-jovis*, *3* — *A. henoniana*, *4* — *A. lotoides*, *5* — *A. cornicina*, *6* — *A. terniflora*, *7* — *A. lemanniana*. *впп* — волокна, приуроченные к проводящим пучкам; *г* — гидроциты; *кв*в — косовосходящие волокна; *кнв* — косонисходящие волокна; *крк* — клетки с кристаллами; *пк* — клетки с коричневым или красно-коричневым пигментом; *пп* — проводящие пучки; *ппв* — поперечные волокна; *прв* — продольные волокна; *р* — ребро. Масштабная линейка — 0.1 мм.

Строение перикарпия в области створок

1. **Наружная зона.** Эта зона состоит из одного слоя клеток с неодревесневшими, но утолщенными стенками, особенно наружной тангенциальной. Клетки нередко вытянуты в тангенциальном направлении в области створок и часто кубические в районе средней жилки и брюшного шва. У большинства язвенников клетки эпидермиса заполнены коричневым содержимым (см. таблицу). По крайней мере у *A. terniflora* пигмент появляется на самых ранних стадиях развития плода. Все клетки наружного эпидермиса в это время почти кубические, они во много раз крупнее тех клеток субэпидермальной зоны, в которых пигмента нет. У видов *A. lotoides* и *A. cornicina* содержимое эпидермальных клеток бесцветное. Наконец, *A. lemanniana* и *A. vulneraria* изменчивы по данному признаку, причем иногда клетки, находящиеся в области брюшного шва и средней жилки, содержат пигмент, а в клетках, расположенных в области створки, пигмент не заметен. На ранних стадиях развития боба *A. vulneraria* клетки наружного эпидермиса без пигмента и почти не отличаются по размеру от субэпидермальных (материал из Европейской России).

2. **Субэпидермальная зона.** Обсудим отдельно признаки, по которым варьирует строение этой зоны. Как таксономический признак наиболее важны наличие и характер расположения клеток с коричневым содержимым.

А. Общее число слоев клеток в зоне и ее толщина. Толщина варьирует в довольно широких пределах, число слоев клеток — менее изменчивый признак. Например, субэпидермальная зона у *A. montana* гораздо толще, чем у *A. polycephala* Desf. Однако по числу слоев клеток (соответственно 4—7 и 4—5) плоды этих видов различить не удается.

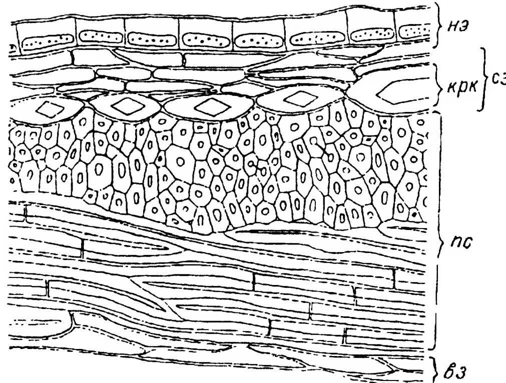
Б. Толщина клеточных стенок. В плодах *A. ramburei* Boiss. и *A. polycephala* стенки утолщены. У *A. cornicina* и *A. hamosa* клетки имеют толстые стенки только в области средней жилки и брюшного шва.

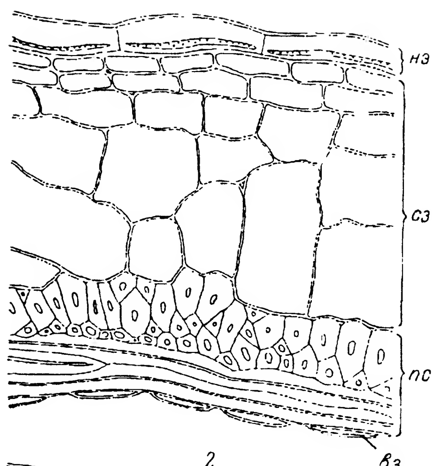
В. Очертания клеток на поперечном срезе и степень их сохранности в зрелом плоде. Клетки почти изодиаметрические (*A. montana*, *A. henoniana* Cosson (рис. 3, *6*), виды подрода *Terniflora*) или, в большинстве случаев, вытянуты в тангенциальном направлении, иногда сильно сплющены или даже облитерированы. У *A. barba-jovis* L. они крупные во внутренних слоях субэпидермальной зоны, но постепенно уменьшаются по направлению к поверхности плода. У *A. warnieri* Emberger (рис. 3, *2*) можно ясно различить (1)2 наружных слоя небольших клеток, вытянутых в тангенциальном направлении, и 2—3 внутренних слоя крупных тонкостенных клеток разнообразной формы.

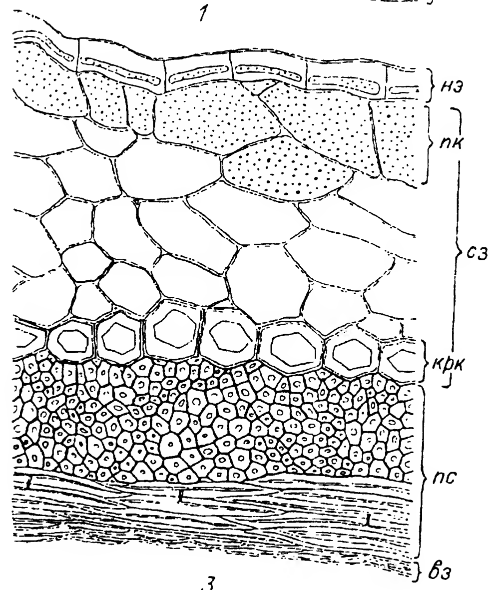
Г. Наличие и характер расположения клеток с коричневым или красно-коричневым содержимым. У *A. cytisoides* L. (подрод *Terniflora*) (рис. 3, *3*) довольно крупные клетки с коричневым содержимым образуют 1—2 сплошных слоя под эпидермой, а глубже находятся 3—5 слоев клеток без пигмента. У *A. terniflora*, относящегося к тому же подроду, клетки с окрашенным содержимым расположены по-иному. Снаружи плод *A. terniflora* покрыт сетью довольно высоких ребер.[2] Эти ребра соответствуют большим скоплениям крупных клеток с окрашенным содержимым в субэпидермальной зоне перикарпия (4—7 слоев клеток в толщину). Внутри такого скопления находится проводящий пучок. Проводящий пучок в области средней жилки также окружен клетками с окрашенным содержимым (рис. 4, *2*). Он соединен узкими полосками мелких неокрашенных клеток с наружным эпидермисом и внутренними слоями перикарпия. Между ребрами субэпидермальная зона перикарпия состоит из 2—3 слоев неокрашенных клеток с тонкими стенками (рис. 4, *1*). У *A. henoniana*, *A. hystrix* и *A. montana* крупные клетки с окрашенным содержимым рассеяны в беспорядке; у *A. lemanniana* они мельче и встречаются очень редко. У видов секции *Dorycnioides*, видов подрода *Cornicina*, а также у *A. vulneraria* и

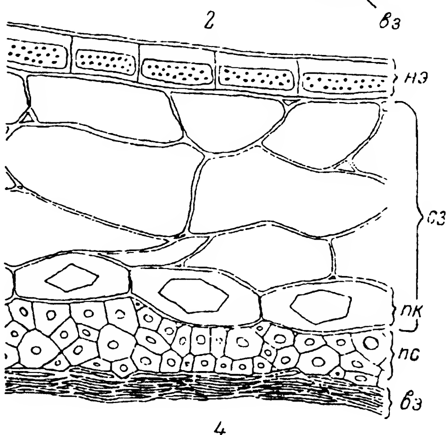
---

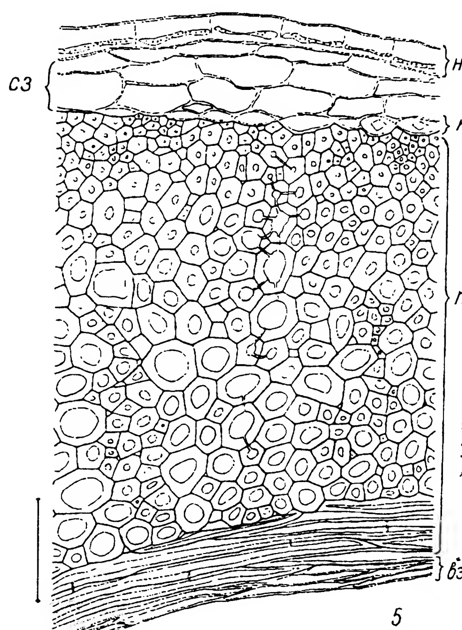
[2] Ребра в основном поперечные. Поэтому на схеме (рис. 2, *6*) поперек перерезано только 1 ребро. На рис. 4, *1* поперечный срез ребра изображен более подробно.

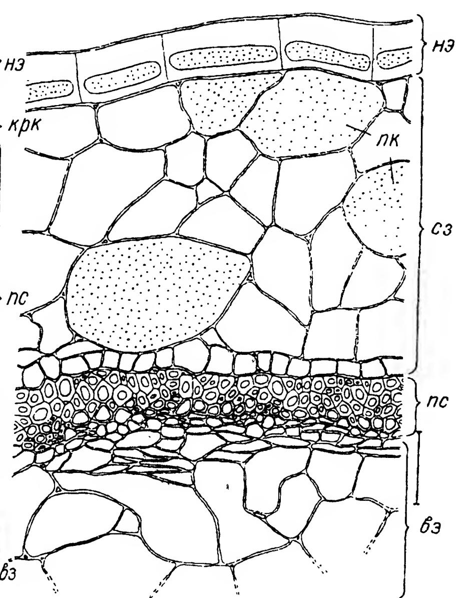

нэ
крк
сз
пс
вз
1


нэ
сз
пс
вз
2


нэ
пк
сз
крк
пс
вз
3


нэ
сз
пк
пс
вз
4


нэ
сз
крк
пс
вз
5


нэ
пк
сз
пс
вз
6

A. hermanniae клетки с коричневым или красно-коричневым содержимым в этой зоне отсутствуют.

У *A. vulneraria* отмечены клетки с черным или серым содержимым. Они сильно отличаются от рассмотренных выше коричневых клеток. Как показало изучение плодов *A. terniflora*, клетки с коричневым содержимым обособляются и заполняются пигментом на ранних этапах развития боба, когда ни механические, ни проводящие элементы еще не сформированы; они гораздо крупнее окружающих клеток. Черный пигмент появляется у *A. vulneraria* на последних стадиях созревания плода. Сначала он откладывается в некрупных паренхимных клетках, расположенных вблизи вполне сформированных проводящих пучков, затем — во всей субэпидермальной зоне. Черный пигмент образуется лишь у некоторых растений *A. vulneraria*. Связи между его присутствием и принадлежностью образца к тому или иному внутривидовому таксону не отмечено. По-видимому, наличие или отсутствие черных клеток не может служить таксономическим признаком.

Д. Наличие клеток с кристаллами. Эти клетки могут образовывать один сплошной или прерывистый слой во внутренней части субэпидермальной зоны. Стенки кристаллоносных клеток одревесневшие. Часто клетки имеют линзовидную форму (рис. 3, *1*, *3—5*; 4). У *A. ramburei*, *A. henoniana* и *A warnieri* клетки с кристаллами не отмечены. У первого вида во внутренней части субэпидермальной зоны расположен слой линзовидных клеток, у второго — слой плотно сомкнутых почти квадратных в поперечном сечении мелких клеток (рис. 3, *6*), а у третьего самые внутренние клетки субэпидермальной зоны не имеют специальных морфологических особенностей (рис. 3, *2*). Вернемся к вопросу о границе между экзокарпием и мезокарпием. Показано (Лосева, Лотова, 1996 и личное сообщение), что клетки с кристаллами в развитии плода *A. vulneraria* возникают из производных внутреннего эпидермиса плодолистика и, следовательно, должны быть отнесены к эндокарпию. Этот вывод следует, видимо, распространить и на другие язвенники, которые имеют слой кристаллоносных клеток. Можно предположить, что слой линзовидных клеток у *A. ramburei* и слой квадратных в сечении клеток у *A. henoniana* также относятся к эндокарпию. Однако внутренняя граница мезокарпия у *A. warnieri* не может быть выявлена без изучения развития плода.

3. **Пергаментный слой.** Волокна пергаментного слоя могут быть вытянуты в разных направлениях. Различают 4 типа волокон: продольные, поперечные, косовосходящие и косонисходящие (рис. 5, *а—г*). Волокна разных типов встречаются в различных сочетаниях. Отмечено 5 вариантов расположения волокон в пергаментном слое.

А. Вблизи брюшного шва все волокна продольные, а вблизи средней жилки — косовосходящие. Пергаментный слой состоит из одного массива волокон и прерывается в районе средней жилки (рис. 5, *д*) (*A. henoniana* (рис. 2, *3*; 3, *6*), *A. tejedensis* Boiss., *A. ramburei*).

Б. Вблизи брюшного шва волокна продольные, в средней части створки — косовосходящие, а в районе средней жилки, где пергаментный слой не прерывается и образует обычно ребро, — поперечные. Волокна постепенно меняют свою ориентацию, поэтому можно считать, что пергаментный слой состоит из одного массива волокон (рис. 5, *е*) (виды подрода *Anthyllis* (рис. 2, *7*; 3, *4*)).

В. Есть 2 массива волокон. Во внутреннем массиве волокна поперечные, а в наружном — продольные вблизи брюшного шва (рис. 3, *1*, *5*) и косовосходящие вблизи средней жилки. Пергаментный слой прерывается в районе средней жилки (часть видов подрода *Cornicina* и часть видов подрода *Barba-Jovis* (рис. 2, *5*)).

Рис. 3. Строение перикарпия в области створки вблизи брюшного шва в поперечном сечении.

1 — *Anthyllis aurea*, *2* — *A. warnieri*, *3* — *A. cytisoides*, *4* — *A. lemanniana*, *5* — *A. hamosa*, *6* — *A. henoniana*. *вз* — внутренняя зона, *нэ* — наружный эпидермис *пс* — пергаментный слой, *сз* — субэпидермальная зона. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка — 0.5 мм.

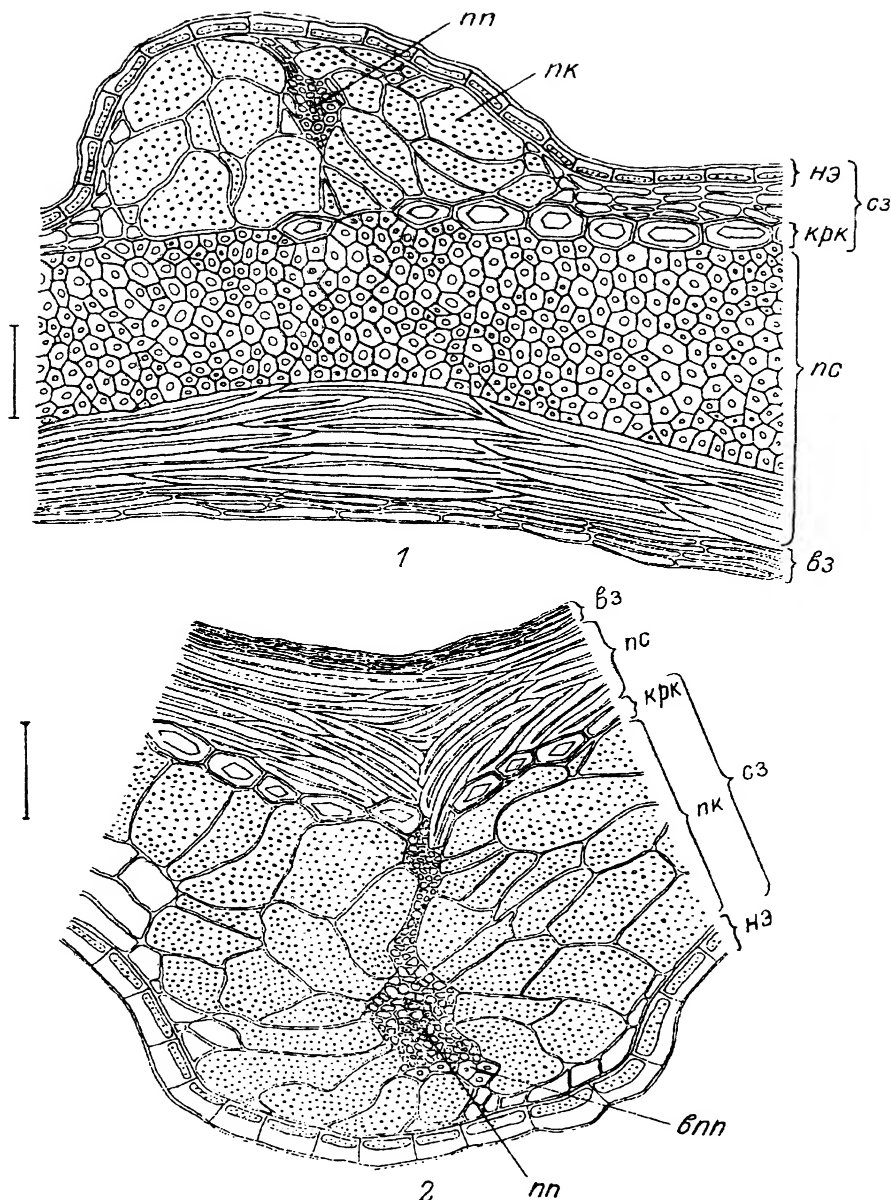


Рис. 4. Детали строения перикарпия *Anthyllis terniflora*.

1 — участок среза с перерезанным поперек ребром, *2* — участок поперечного среза в области средней жилки. Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3. Масштабная линейка — 0.5 мм.

Г. Есть 2 массива волокон. Во внутреннем массиве волокна поперечные. В наружном массиве вблизи брюшного шва волокна продольные (рис. 3, *2*, *3*), в средней части створки — косовосходящие, а в районе средней жилки — поперечные. Волокна меняют свою ориентацию постепенно (рис. 5, *ж*). Таким образом, в районе средней жилки, где пергаментный слой не прерывается, различие между наружным и внутренним массивами волокон пропадает (рис. 4, *2*). Толщина 2 массивов волокон

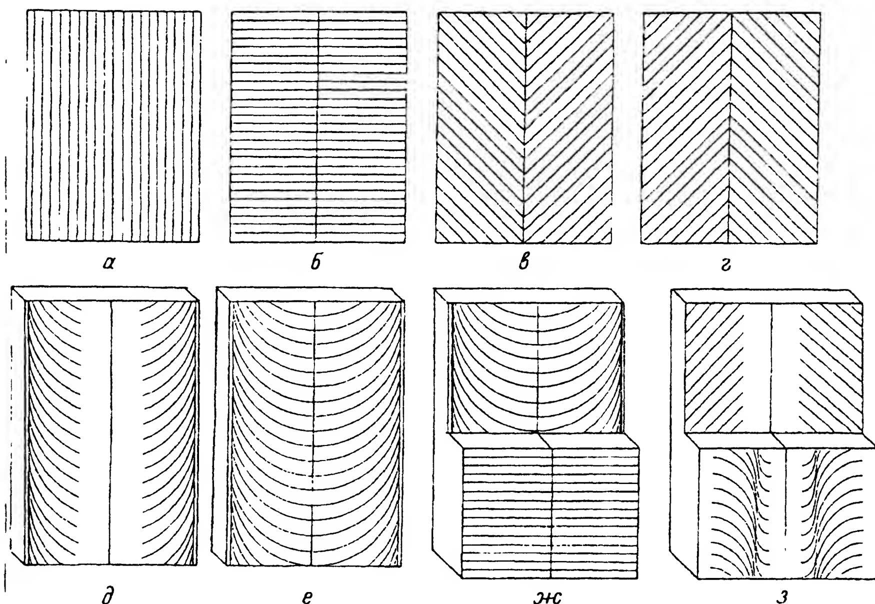


Рис. 5. Схемы, поясняющие типы ориентации волокон в пергаментном слое (*а—г*) и схемы пергаментных слоев (*д—з*).

Плоды «разрезаны» вдоль брюшного шва, пергаментные слои «развернуты» и обращены к нам своей внутренней стороной. Вертикальная линия в центре каждой схемы обозначает среднюю жилку, линии по краям схем — брюшной шов, а остальные линии — направление, в котором вытянуты волокна. Волокна: *а* — продольные, *б* — поперечные, *в* — косовосходящие, *г* — косонисходящие. Таксоны: *д* — *Anthyllis ramburei, A. henoniana, A. tejedensis*; *е* — подрод *Anthyllis*; *ж* — подрод *Terniflora*; *з* — *A. lotoides*.

неодинакова в разных участках плода. По направлению к брюшному шву становится толще наружный массив, а по направлению к средней жилке — внутренний (виды подрода *Terniflora* и часть видов подрода *Barba-Jovis* (рис. 2, *1*, *2*, *6*)).

Плоды *A. onobrychioides* и *A. hermanniae* занимают промежуточное положение между группами В и Г, поскольку в области средней жилки пергаментный слой у них тонок.

Д. Есть 2 массива волокон. Во внутреннем массиве вблизи брюшного шва и средней жилки волокна поперечные, а в средней части створки — косовосходящие. В наружной части пергаментного слоя все волокна косонисходящие. Пергаментный слой прерывается в области средней жилки (*A. lotoides* (рис. 2, *4*; 5, *з*)).

Особенности ориентации волокон в перикарпии язвенников являются устойчивым признаком, который может быть использован как таксономический. Ранее к выводу о важности этого признака в рамках семейства в целом пришли Fahn и Zohary (1955).

4. **Внутренняя зона.** Эта зона представлена клетками с неодревесневшими стенками, составляющими внутреннюю часть системы внутреннего эпидермиса (Cave, 1869; Александров, 1935). Можно выделить 4 варианта строения этой зоны.

А. 3—5 наружных слоев небольших в поперечном сечении клеток (некоторые из них слегка вытянуты в тангенциальном направлении), а также несколько слоев крупных бесцветных клеток разнообразных очертаний (*A. henoniana* (рис. 3, *6*)).

Б. 1—7 слоев клеток, вытянутых в тангенциальном направлении (большинство видов (рис. 3, *1*, *3—5*)).

В. 1 прерывистый слой клеток (*A. warnieri* (рис. 3, *2*)).

Строение перикарпия в области средней жилки и брюшного шва

В области средней жилки и в области брюшного шва расположены более крупные, чем в области створок, проводящие пучки и, обычно, приуроченные к пучкам волокна.

В области средней жилки проходит один проводящий пучок. Снаружи от проводящих элементов флоэмы у многих видов расположены одревесневшие волокна (рис. 2, *1*, *2*, *5*, *6*; 4, *2*). Таких волокон нет у изученных образцов *A. ramburei*, *A. tejedensis*, *A. hermanniae*, *A. henoniana* (рис. 2, *3*), *A. montana*, *A. lotoides* (рис. 2, *4*). Даже на небольшом материале заметна изменчивость некоторых видов по этому признаку (см. таблицу). Например, у *A. vulneraria* и *A. lemanniana* волокна снаружи от пучка развиты не всегда. У большинства видов волокна собраны в единый тяж; исключение составляют *A. warnieri* и *A. cornicina*, у которых таких тяжей 2.

В области брюшного шва у видов *Anthyllis* проходят 2 или реже 4 проводящих пучка. У всех видов, кроме *A. lotoides* и *A. cornicina*, снаружи от проводящих тканей находятся волокна (рис. 2). Волокна могут быть собраны в 1 тяж, 2 тяжа или несколько (до 7) тяжей (см. таблицу). Если тяжей 2 или несколько, соседние тяжи разделены клетками с неодревесневшими стенками. Своеобразно расположены волокна у *A. cytisoides*: единственный тяж проходит между 2 проводящими пучками (рис. 2, *1*). У *A. terniflora* снаружи от проводящих элементов флоэмы каждого из пучков обычно расположено по одному небольшому тяжу волокон, а крупный тяж, как и у *A. cytisoides*, находится между пучками (рис. 1, *6*). У *A. onobrychioides* и *A. cytisoides* в наружной части тяжа (или тяжей) волокон отмечены клетки с кристаллами.

У некоторых видов, например у *A. cornicina* (рис. 2, *5*), в области брюшного шва отмечены гидроциты, собранные в группы близ окончаний небольших ответвлений проводящих пучков.

Обсуждение

Общий план анатомического строения плодов язвенников хорошо согласуется с существующими представлениями о структуре бобов вообще и плодов представителей трибы *Loteae*, в частности. Сравним плоды язвенников с плодами других представителей трибы.

Единственный вид рода *Hymenocarpos* заметно отличается от язвенников своим закрученным ширококрылатым 2-семянным обычно опушенным бобом. Однако нами не найдено существенных отличий между *Hymenocarpos* и *Anthyllis* по анатомическому строению перикарпия.

Описанные в литературе и изученные автором плоды видов *Lotus*, *Dorycnium* и *Tetragonolobus* сходны в анатомическом отношении. Пергаментный слой каждой створки состоит у них только из косовосходящих волокон; в районе средней жилки пергаментного слоя нет. Клетки эпидермиса толстостенные, прозенхимные, кософнисходящие. Такое сочетание признаков отличает изученные виды лядвенцев от язвенников.

Большинство видов *Lotus* имеют 2 тяжа волокон снаружи от пучков в области средней жилки и отличаются этим от большинства язвенников, имеющих в этом районе лишь 1 склеренхимный тяж. Исключения составляют плоды *Lotus coimbricensis* Brot. с одним тяжом волокон (Arambarri, 1993), а также плоды *Anthyllis warnieri* и *A. cornicina* с 2 тяжами волокон. Объяснить эти исключения можно следующим образом. Установлено, что характер расположения волокон в области средней жилки связан с особенностями вскрывания боба (Атабекова, 1958; Федотов, Лотова, 1967; Arambarri, 1993, и др.). У видов со вскрывающимися плодами волокна обычно расположены в 2 тяжах, разделенных 1—3 рядами клеток, по которым происходит

растрескивание. В невскрывающихся плодах снаружи от пучка, как правило, расположен 1 тяж волокон. Механизм вскрывания большинства бобов сводится в общих чертах к тому, что клетки пергаментного слоя, сжимаясь при высыхании, создают напряжение в области средней жилки и брюшного шва плодолистика, а тонкостенные клетки, разделяющие правую и левую половины пергаментного слоя, разрываются; створки при этом расходятся и скручиваются (Guttenberg, 1926; Лосева, Лотова, 1996, и др.). У *Anthyllis warnieri* пергаментный слой не прерывается в области средней жилки, поэтому закручивание створок невозможно; кроме того, тяжи волокон снаружи от средней жилки у этого вида очень тонкие. У *A. cornicina* в области средней жилки пергаментный слой не развит, массивы волокон снаружи от средней жилки более мощные (см. таблицу). Тем не менее вскрывания не происходит, поскольку пергаментные слои створок, по нашим данным, не меняют своей конформации при подсыхании, поэтому не вызывают напряжения в районе средней жилки. У *Lotus coimbricensis* необычное для лядвенцев строение перикарпия ведет к тому, что плоды этого растения в отличие от подавляющего большинства видов *Lotus* не вскрываются (Arambarri, 1993).

Характер расположения волокон, приуроченных к пучкам в районе брюшного шва, в плодах бобовых более разнообразен, чем характер расположения волокон в области средней жилки; он также слабее связан с типом вскрывания плода. У видов со вскрывающимися плодами (роды *Tripodion*, *Lotus*) волокна, как правило, образуют 2 тяжа. У язвенников в районе средней жилки может быть от 1 до 7 тяжей волокон.

Распадающиеся на членики бобы видов *Ornithopus* сильно отличаются от видов *Anthyllis* по строению пергаментного слоя. У видов *Ornithopus* он состоит из 2 массивов волокон, причем волокна внутреннего массива продольные, а наружного — поперечные (Fahn, Zohary, 1955; ориг. данные). Пергаментный слой в невскрывающихся плодах *Dorycnopsis* устроен так же, как у видов *Ornithopus* (Tikhomirov, Sokoloff, 1997). У видов *Anthyllis*, в том случае, если развито 2 массива волокон, внутренние волокна поперечные (у *A. lotoides* — только вблизи средней жилки и брюшного шва).

Членистые бобы изученных автором видов *Coronilla*, *Hippocrepis* и *Hammatolobium* имеют 1 массив волокон в пергаментном слое каждой створки. У *Coronilla* (incl. *Securigera*) вблизи средней жилки и брюшного шва волокна поперечные, а в средней части створки — продольные. В очень узких местах переходов от одного типа волокон к другому расположены косовосходящие участки волокон. У *Hippocrepis* и *Hammatolobium* все волокна в перикарпии продольные. У видов *Hippocrepis*, кроме *H. emerus*, членики плодов имеют сложную форму. Говоря о продольных волокнах, мы имеем в виду то, что волокна вытянуты вдоль морфологической оси плода. В роде *Anthyllis* подобные типы строения пергаментного слоя не отмечены.

В плодах *Scorpiurus muricatus* L. пергаментный слой состоит не из волокон, как у язвенников, а из склереид (Fahn, Zohary, 1955).

У *Tripodion tetraphyllum* (L.) Fourr. пергаментный слой отсутствует (ориг. данные).

Итак, основные отличия рода *Anthyllis* от других родов трибы по анатомическому строению плодов сводятся к особенностям структуры пергаментного слоя. Вместе с тем именно по этому признаку плоды язвенников достаточно разнообразны. Например, пергаментные слои *A. ramburei* и *A. rupestris* Cosson отличаются друг от друга настолько, насколько различаются пергаментные слои видов *Hammatolobium* и *Ornithopus*. Таким образом, один и тот же уровень различий по этому признаку в одном случае характеризует роды, а в другом — виды, относящиеся к одной и той же секции. Более того, *Anthyllis ramburei* по совокупности признаков ближе всего не к *A. tejedensis*, который имеет сходное строение пергаментного слоя, а к *A. polycephala* и *A. rupestris*. По нашему мнению, эти факты говорят о возможной редукции внутреннего массива волокон пергаментного слоя у некоторых видов *Anthyllis* (Соколов, 1996). У видов со вскрывающимися плодами, например у видов *Lotus*, растрескивание боба вызывается в первую очередь гигроскопическими движениями пергаментного слоя при подсыхании, которые напрямую связаны с характером

ориентации волокон в нем. Видимо, это и является причиной поразительного однообразия ориентации волокон пергаментного слоя в роде *Lotus*. У растений с членистыми плодами, например у видов *Ornithopus*, *Hammatolobium*, *Coronilla*, разламывание плода также, видимо, накладывает ограничения на изменчивость структуры пергаментного слоя. Плоды *Anthyllis* не вскрываются и не разламываются на членики. Следовательно, пергаментный слой у язвенников выполняет, видимо, только защитную функцию. Характер гигроскопических движений и, следовательно, ориентация волокон играют в этом случае гораздо меньшую роль, с чем и можно связать значительное варьирование структуры пергаментного слоя в роде *Anthyllis*.

Плоды язвенников весьма разнообразны по своей анатомической структуре. Тем не менее подобрать диагностические признаки подродов и секций рода *Anthyllis* оказалось довольно трудно. Наиболее четко по особенностям анатомического строения плодов обособлен типовой подрод. В пергаментном слое *A. vulneraria* и *A. lemanniana* развит лишь 1 массив волокон. Вблизи брюшного волокна они продольные, в средней части створок — косовосходящие, а в районе средней жилки — поперечные. Пергаментный слой тонкий, однако он не прерывается в области средней жилки. Такое строение пергаментного слоя весьма оригинально и не находит аналогов среди других представителей рода *Anthyllis*. У видов подрода *Barba-Jovis*, в том случае, когда пергаментный слой тонкий и состоит из одного массива волокон, он прерывается в области средней жилки (см. таблицу). Напомним, что плоды *A. vulneraria* и *A. lemanniana* оригинальны и по своей морфологии (асимметричные с хорошо развитым карпофором).

Виды подрода *Terniflora* отличаются от видов подрода *Cornicina* наличием клеток с пигментом в субэпидермальных слоях перикарпия, а также тем, что пергаментный слой не прерывается в области средней жилки. Однако оба таксона не удается отграничить от крупного подрода *Barba-Jovis*. Плоды язвенников из подрода *Cornicina* непохожи друг на друга по строению пергаментного слоя, эпидермиса, района средней жилки и брюшного шва. Мы уже отмечали, что они различаются и по своей морфологии. Для однолетних видов этого подрода характерны разные типы диссеминации. Так, плоды *A. cornicina* распространяются ветром по поверхности субстрата, а плоды очень близкого вида *A. hamosa*, судя по их морфологии, — животными.

Единственный важный признак, общий для всех видов секции *Dorycnioides*, — отсутствие клеток с окрашенным содержимым в субэпидермальной зоне. Окрашенные клетки присутствуют в перикарпии видов из секций *Sericeae* и *Oreanthyllis*. Один из видов секции *Aspalathoides* (*A. hermanniae*) по строению бобов похож на виды секции *Dorycnioides*, другой (*A. hystrix*, до последнего времени рассматривавшийся лишь в ранге разновидности) близок к видам подрода *Terniflora*.

Для большинства видов *Anthyllis* характерно наличие клеток с кристаллами на границе пергаментного слоя. Клетки с кристаллами отмечены также в плодах представителей трибы *Viceae* — *Pisum* и *Vicia* (Александров, Александрова, 1935; Roth, 1977). В то же время у близкого к *Anthyllis* рода *Coronilla* такие клетки не обнаружены (Лосева, Лотова, 1996).

Выводы

1. Ориентация волокон в пергаментном слое — наиболее важная особенность анатомического строения перикарпия при характеристике рода *Anthyllis*, его подродов, секций и видов. Этот признак стабилен в пределах вида и может быть изучен на массовом материале.

2. Наличие или отсутствие клеток с коричневым или красно-коричневым пигментом в субэпидермальной зоне перикарпия может быть использовано при разграничении подродов и секций. Наличие или отсутствие клеток с черным пигментом не является таксономически значимым.

3. Дополнительным признаком рода *Anthyllis*, характерным для большинства его видов, является наличие клеток с кристаллами, расположенных на границе пергаментного слоя.

4. Типовой подрод наиболее четко обособлен по анатомическому строению плодов. Наши данные подтверждают правильность отнесения *A. lemanniana* к подроду *Anthyllis* s. str., а не к подроду *Barba-Jovis*.

5. У видов подрода *Barba-Jovis*, имеющих один массив волокон в пергаментном слое, видимо, произошла редукция поперечных волокон.

Автор благодарен В. Н. Тихомирову за постановку задачи и внимание к работе, М. Ф. Даниловой, Т. Е. Краминой, Л. И. Лотовой, А. П. Меликяну, А. К. Тимонину, В. Р. Филину за обсуждение результатов и полезные замечания, Ph. Morat, G. Aymonin и J. Jolinon за возможность изучить коллекции Музея естественной истории в Париже и отобрать образцы плодов ряда видов, а З. В. Акуловой, С. Р. Майорову, J. Boivin, I. Ferguson, E. Gómez-Sosa, J. Kallunki и B. Schrire — за любезно предоставленный материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акулова З. В. К вопросу о путях морфологической эволюции в роде *Anthyllis* L. // Тр. VII Конф. молодых ученых Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. ВИНИТИ. 1985. С. 29—36.

Александров В. Г. О строении плода бобовых // Бот. журн. СССР. 1935. Т. 20. № 6. С. 684—694.

Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1966. 431 с.

Александров В. Г., Александрова О. Г. Анатомия цветка, плода и семени горохов (опыт сравнительно-анатомического изучения культурного растения) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1935. Сер. 3. № 9. С. 2—150 + 1 табл.

Алимочкина К. В. Закономерности формирования и особенности анатомического строения перикарпия представителей рода *Lathyrus* L. // Филогения и систематика растений. М., 1991. С. 6—7.

Атабекова А. И. О растрескивании бобов у рода *Lupinus* (Tourn.) L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63. С. 89—98.

Имс А. Дж., Мак Даниэльс Л. Г. Введение в анатомию растений. (Пер. с англ.) М.—Л., 1935. 332 с.

Лосева С. И., Лотова Л. И. Анатомические особенности перикарпия и спермодермы бобовых с разными способами диссеминации // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 2. С. 86—94.

Соколов Д. Д. О примитивных и продвинутых типах плода в роде *Anthyllis* (*Papilionaceae*, *Loteae*) // IX Московское совещание по филогении растений: Материалы. М., 1996. С. 127—129.

Тихомиров В. Н., Соколов Д. Д. О делении рода *Anthyllis* L. (*Papilionaceae*, *Loteae*) на подроды и секции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 1. С. 61—73.

Федотов В. С., Лотова Л. И. О сортовых различиях в анатомическом строении перикарпия кормовых бобов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. Почвоведение. 1967. № 2. С. 54—60.

Яковлев М. С. О растрескивании бобов рода *Trifolium* L. // Бот. журн. СССР. 1932. Т. 17. № 1. С. 100—125.

Arambarri A. M. Dehiscence and indehiscence in *Lotus* legumes (*Fabaceae*). 1. *L. conimbricensis*, *L. corniculatus* and *L. tenuis* // Lotus Newsletter. 1993. Vol. 24. P. 28—31.

Borsos O. Anatomical investigations on the generative organs of *Lotus corniculatus* agg. // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1975. T. 21. P. 231—242.

Cave C. Structure et développement du fruit // Ann. Sci. Nat. 1869. Sér. 5. T. 10. P. 123—190.

Cullen J. Anthyllis L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 177—182.

Fahn A., Zohary M. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. N 1. P. 99—111.

Fucskó M. Studien über den Bau der Fruchtwand der Papilionaceen und die hygroskopische Bewegung der Hülsenklappen // Flora. 1914. Bd 106. S. 160—215.

Greuter W., Raus Th. Med-Checklist Notulae, 13 // Willdenowia. 1986. T. 16. N 1. S. 107—114.

Guttenberg H. von. Die Bewegungsgewebe // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926. Abt. 1. T. 1. Bd 5. Lfg. 18. 289 S.
Polhill R. M. Loteae DC. // Proc. Intern. Legume Conf., Kew, 24—29 July 1978. Kew, 1981. Vol. 2. Advances in Legume Systematics. Pt 1. P. 371—375.
Roth I. Fruits of Angiosperms // Handbuch der Pflanzenanatomie. Spez. teil. Berlin: Stuttgart. 1977. Bd 10. T. 1. 675 p.
Tikhomirov V. N., Sokoloff D. D. On the genera *Hammatolobium* Fenzl and *Tripodion* Medik. (*Papilionaceae, Loteae* s. l.) // Feddes Repert. 1996. Vol. 107. N 3—4. S. 209—217.
Tikhomirov V. N., Sokoloff D. D. Taxonomic position of *Vermifrux abyssinica* (A. Rich.) Gillett and taxonomy of the tribe *Loteae* s. l. (*Papilionaceae*) // Feddes Repert. 1997. Vol. 108. N 5—6. S. 335—344.
Willkomm M. Subtrib. I. *Anthyllideae* // M. Willkomm, J. Lange. Prodromus Florae Hispanicae seu synopsis methodica omnium plantarum in Hispania. Stuttgartiae, 1880. Vol. 3. P. 325—335.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Получено 24 IV 1996

SUMMARY

Fruit anatomy in 20 of 22 species of *Anthyllis* s. str. is studied. The patterns of pericarp fibre orientations are supposed to be important taxonomical character in the group under discussion. Fruits of *A. lemanniana* and *A. vulneraria*, which differ from fruits of all other species of *Anthyllis* in the presence of well developed carpophore and asymmetric shape, also unusual for this genus anatomical structure. The several-seeded fruits of the annual species of subgen. *Cornicina* (*A. hamosa*, *A. lotoides* and *A. cornicina*), being different in their morphology, also differ one from another in the structure of the pericarp.

УДК 581.15 : 582.734 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© **Н. Н. Лунева**

ОЦЕНКА ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В СИСТЕМЕ ПРИЗНАКОВ ВИДА *PRUNUS CERASIFERA* (*ROSACEAE*)

N. N. LUNYOVA. EVALUATION OF THE GENOTYPICAL AND ECOLOGICAL VARIABILITY WITHIN THE SYSTEM OF CHARACTERS IN *PRUNUS CERASIFERA* (*ROSACEAE*)

Система изменчивости вида формируется под действием по крайней мере двух типов факторов: генетических (признак детерминирован генотипом особи) и экологических (признак отвечает на условия среды). Осуществлена попытка различения этих уровней изменчивости в системе признаков вида *Prunus cerasifera* (*Rosaceae*).

Общий диапазон изменчивости популяции складывается из суммы вариаций признаков, проявляющихся в индивидуумах, составляющих популяцию, и детерминируется как генетическими, так и экологическими причинами. Вариабельность признака в популяции может быть обусловлена по крайней мере двумя причинами. В одном случае популяция может состоять из особей, отличающихся друг от друга генетически обусловленными вариациями признаков (т. е. популяция гетерогенна по данному признаку). В другом случае можно иметь дело с признаком, меняющимся в зависимости от микроэкологии (может быть, даже на одном растении в зависимости от топографии; в таком случае даже особь будет гетерогенна по данному признаку). Из этого следует, что, будучи перенесенными из данной среды обитания в другую (например, в питомник), признак первого типа сохранится, а второго — не всегда. Использование последних признаков в качестве таксономических критериев осложняет решение таксономических задач. Найдя способ различения уровней генотипи-

ческой и экологической изменчивости, можно давать диагноз причинам изменчивости признака в популяции.

В. А. Драгавцевым (1964) было обосновано принципиально важное положение, позволяющее произвести оценку генотипа особи без смены поколений и получить информацию об относительной доле генетических и экологических причин в общем диапазоне изменчивости признака в популяции. Оно заключается в том, что чем устойчивей признак на фоне изменяющихся условий, тем бо́льшую роль в его формировании играют генетические факторы, механизм действия которых в данном случае несуществен — важно обнаружить в фенотипе особи его выражение.

Применяя это положение в практическом плане, возможно произвести экспресс-оценку генотипической обусловленности признаков у древесных растений без смены поколений (Петров, 1990). Для этого необходимо изучить поведение признаков в метамерах кроны дерева. Поскольку изучаемые признаки проявляются в метамерах, расположенных в различных частях кроны, постольку их развитие происходит в различных условиях водоснабжения, освещения и питания. Из этого следует, что относительная доля экологических факторов, детерминирующая изменчивость признака, будет варьировать даже в пределах одного образца. В зависимости от этого изучаемые признаки классифицируются между двумя крайними вариантами соотношения генетических и экологических факторов: устойчивые к формирующим условиям среды и неустойчивые, сильно изменяющиеся даже в пределах кроны одного дерева. Развитие первых детерминировано главным образом генотипом дерева, последних — условиями среды.

Анализ состава популяций по генетически детерминированным признакам даст представление о географической дифференциации вида. Обнаружение сдвига показателей неустойчивых признаков на устойчивом фоне сравнения явится ее подтверждением.

В работе изучались образцы вида алычи *Prunus cerasifera* Ehrh. из коллекции Краснодарской опытной станции Всероссийского института растениеводства (КрОС-СВИР) (Краснодарский край), представляющей собой репрезентативные выборки из популяций дикорастущей алычи различных регионов ареала. Исходя из вышеупомянутого положения В. А. Драгавцева следует ожидать, что генотипически обусловленные признаки растений алычи из разных популяций остались неизменными при перенесении их в новые условия, а изменению подверглись лишь экологически детерминированные признаки. Отсюда следует, что вариабельность признаков в природных популяциях и популяциях интродуцентов на уровне экологической изменчивости не может быть полностью идентичной, однако для решения поставленной задачи — различить уровни изменчивости в системе признаков вида *P. cerasifera* — это не является препятствием.

Для изучения были взяты образцы из 3 групп популяций: 1) из Закавказья (из одной популяции); 2) из западных областей Средней Азии (из трех популяций); 3) из восточной части Средней Азии (из трех популяций). Необходимость сравнения алычи из разных регионов возникла потому, что трактовка внутривидовой изменчивости *P. cerasifera* различна у разных авторов: от принятия этого вида как цельной видовой системы, не имеющей географически вполне определенных внутривидовых подразделений подвидового ранга (Екимов, 1929; Еремин, Гарковенко, 1989), до принятия внутривидовой дифференциации *P. cerasifera* до подвидов и разновидностей (Ковалев, 1955; Еремин, 1969; Лунева, 1984а, б).

Всего было изучено 54 образца, с каждого из которых исследовали 16 цветков по 30 признакам, описывающим форму, размеры, характеристику поверхности и другие параметры всех органов цветка; изменчивость многих признаков выражалась рядом вариаций. Характеристика месторасположения метамера в кроне включала в себя экспозицию, уровень кроны, внутреннюю или наружную ее часть.

Для осуществления сравнения была создана компьютерная база данных, содержащая 858 записей о 54 объектах, состояние каждого их которых характеризовалось 96 показателями. Был проведен статистический анализ, позволивший вычислить

средние значения каждого признака, ошибки средних, минимальные и максимальные значения, доверительные пределы изменения каждого признака и оценки достоверности различий по группам.

В результате анализа данных по каждому образцу выявился ряд признаков, присущих всем изученным образцам из всех популяций: неопушенность цветоножки, чашечки, наружной стороны чашелистика и сильная зазубренность края чашелистика. Эти вариации признаков, видимо, можно считать фенами крупного масштаба, так называемыми нейтральными (Подгорный, 1990). Также для каждого образца был выявлен ряд вариаций признаков, устойчивых в метамерах кроны данного образца (табл. 1). Особо следует отметить группу признаков в целом скорее устойчивых, чем неустойчивых (речь идет о тех случаях, когда из 16 исследованных с одного образца цветков более 5 было представлено вариациями признаков, отличающимися от основной): верхушка лепестка, жилкование лепестка, число тычинок, форма столбика и расположение рыльца относительно пыльников. Эти признаки можно считать условно устойчивыми.

Сумма устойчивых вариаций одного признака для всех образцов популяции дала характеристику диапазона изменчивости популяции по данному признаку. Анализ состава популяций с этой позиции обнаружил различия между группами популяций восточных и западных областей Средней Азии и их отличие от популяции Закавказья, представленные в табл. 1. Таким образом, фенетический анализ выявил различия в строении цветков алычи из разных регионов. Выяснилось, что закавказские отличаются от среднеазиатских по следующим признакам в строении цветка: слабоизогнутые тычиночные нити, расположение рыльца ниже пыльников внутреннего ряда тычинок, чашевидная форма чашечки, гофрированная поверхность лепестка. В свою очередь западно-среднеазиатские отличаются от восточно-среднеазиатских: преимущественно волнистый край лепестка у первых и гладкий у вторых; жилки лепестка не смыкаются у первых или смыкаются 1—2 жилки у вторых; рыльце расположено на уровне пыльников тычинок наружного круга (более длинных) у первых и между уровнями пыльников тычинок внутреннего и наружного круга — у вторых; чашелистики слабоопушенные на внутренней стороне у первых и опушенные до середины длины у вторых. Имеются и непрямые различия, выявляющиеся при анализе состава устойчивых признаков в популяции. Анализ также показывает, что в некоторых случаях все 3 группы популяций характеризуются преобладанием одного и того же состояния признака, а достоверные различия наблюдаются не только по нему, но в основном по набору других, редко встречающихся вариаций признака. Выявленные различия свидетельствуют о географической дифференциации изучаемого вида.

Многие признаки проявили большую изменчивость в пределах кроны одного дерева: форма лепестка, длина и ширина лепестка и чашелистика, длина тычинок, пестика, столбика и цветоножки. Значения этих признаков варьировали с изменением месторасположения метамера. Например, сравнение признаков цветков, взятых из нижнего и верхнего ярусов кроны, выявило достоверные различия некоторых из них, что показано в табл. 2. Анализ цветков, взятых для сравнения с метамеров наружной части дерева (с побегов года исследования) и из внутренней части кроны (с многолетних обрастающих веточек), позволил обнаружить достоверные различия между ними (табл. 3). Длина пестика и столбика была различной у цветков, взятых с метамеров разных экспозиций (табл. 4). Следовательно, формирование этого признака детерминировано в значительной степени экологическими факторами. Вместе с тем из данных табл. 4 видно, что при сравнении цветков из трех регионов по каждой экспозиции отдельно заметен сдвиг показателей. Такие же различия между группами обнаруживаются и при сравнении длины и ширины лепестка (табл. 4). Несмотря на то что показатели меняются со сменой месторасположения метамера, при сравнении популяций обнаруживается устойчивый сдвиг показателей, позволяющий отличать одни группы популяций от других.

Таким образом, изучение поведения признаков строения цветка вида *P. cerasifera* из разных популяций в метамерах кроны образцов способствовало выявлению трех

ТАБЛИЦА 1

Характеристика популяций *Prunus cerasifera* из трех регионов по некоторым устойчивым признакам строения цветка

Признак	Регион (в скобках — номер группы популяции)					
	Закавказье (*1*)		Западная часть Средней Азии (*2*)		Восточная часть Средней Азии (*3*)	
	а	б	а	б	а	б
Верхушка лепестка	Округлая	Округлая — *3* Плоская — *2, 3* Тупая — *3*	Округлая	Округлая — *3* Плоская — *1, 3* Тупая — *3*	Округлая	Округлая — *1, 2* Тупая — *1, 2* Плоская — *1, 2*
Край лепестка	Волнистый	Волнистый — *3* Гладкий — *3* Выемчатый — *2, 3*	Волнистый	Волнистый — *3* Гладкий — *3*	Гладкий	Гладкий — *1, 2* Волнистый — *1, 2* Выемчатый — *1, 2*
Смыкание жилок	Не смыкаются	Не смыкаются — *2, 3* Смыкаются на 25% — *2, 3*	Не смыкаются	Не смыкаются — *1, 3* Смыкаются на 25% — *1* Смыкаются 2—3 жилки — *1*	Смыкаются 2—3 жилки	Смыкаются 2—3 жилки — *1* Не смыкаются — *2* Смыкаются на 25% — *1* Смыкаются на 75% — *2*
Число тычинок	До 30	До 30 — *2, 3* До 25 — *2, 3*	До 30	До 30 — *1* До 25 — *1* Свыше 30 — *1*	До 30	До 30 — *1* До 25 — *1* До 16 — *1, 2*
Тычиночные нити	Слабо изогнутые	Слабо изогнутые — *2, 3* Прямые — *2, 3*	Прямые	Прямые — *1, 3* Слабо изогнутые — *1, 3*	Прямые	Прямые — *1, 2*
Столбик	Прямой	Прямой — *3* Слабо изогнутый — *2, 3*	Прямой	Прямой — *3* Слабо изогнутый — *1* Сильно изогнутый — *3* Угловатый — *1*	Прямой	Прямой — *1, 2* Слабо изогнутый — *1* Угловатый — *2* Сильно изогнутый — *2*
Форма рыльца	Округлая	Округлая — *3* Овальная — *3* Подковкой — *2, 3*	Округлая	Округлая — *3* Овальная — *3* Подковкой — *1, 3*	Округлая	Округлая — *1, 2* Овальная — *1, 2* Подковкой — *1, 2*

Признак	Регион (в скобках — номер группы популяции)					
	Закавказье (*1*)		Западная часть Средней Азии (*2*)		Восточная часть Средней Азии (*3*)	
	а	б	а	б	а	б
Расположение рыльца	Ниже коротких тычинок	Ниже коротких тычинок — *2, 3* Выше длинных тычинок — *2, 3*	На уровне длинных тычинок	На уровне длинных тычинок — *1, 3* Выше длинных тычинок — *1* Ниже коротких тычинок — *1, 3* На уровне коротких тычинок — *1*	Между длинными и короткими тычинками	Выше длинных тычинок — *1* Ниже коротких тычинок — *1, 2* На уровне длинных тычинок — *1, 2*
Опушение завязи	Отсутствует	Отсутствует — *3* Слабое — *3*	Отсутствует	Отсутствует — *3* Слабое — *3*	Отсутствует	Отсутствует — *1, 2* Слабое — *1, 2*
Форма чашечки	Чашевидная	Чашевидная — *2, 3* Ширококолокольчатая — *2* Колокольчатая — *2, 3*	Колокольчатая	Колокольчатая — *1, 3* Ширококолокольчатая — *1, 3* Чашевидная — *1, 3*	Колокольчатая	Колокольчатая — *1, 2* Ширококолокольчатая — *2*
Форма чашелистика	Овальная	Овальная — *3* Узкоовальная — *2, 3* Широкоовальная — *3*	Овальная	Овальная — *3* Широкоовальная — *3* Узкоовальная — *1* Округлая — *3*	Овальная	Овальная — *1, 2* Широкоовальная — *1, 2* Узкоовальная — *1*
Опушение чашелистика изнутри	Слабо опушен	Слабо опушен — *3* Голый — *2, 3* Опушен — *2, 3*	Слабо опушен	Слабо опушен — *3* Опушен — *1, 3* Голый — *1, 3*	Опушен до середины длины	Опушен — *1, 2* Слабо опушен — *1, 2*
Размер ноготка лепестка	Средний	Мелкий — *2, 3* Крупный — *2, 3*	Средний	Мелкий — *1* Крупный — *1*	Средний	Мелкий — *1* Крупный — *1*
Поверхность лепестка	Гофрированная	Гофрированная — *2, 3* Гладкая — *2, 3* Вогнутая — *2, 3*	Гладкая	Гладкая — *1, 3* Гофрированная — *1, 3* Вогнутая — *1, 3*	Гладкая	Гладкая — *2, 1* Вогнутая — *1, 2* Гофрированная — *1, 2*

Примечание. Цифра после признака означает номер группы популяций, которая достоверно отличается от рассматриваемой группы по данной вариации признака. а — признак доминирует, б — достоверные различия.

ТАБЛИЦА 2

Различия цветков из верхнего и нижнего уровней кроны алычи у групп образцов из разных регионов

Признаки	Нижняя часть кроны		Верхняя часть кроны		Уровень значимости
	а	б	а	б	
Группа *1* (кавказские образцы)					
Ширина лепестка	6.513	6.154—6.873	6.856	6.545—7.168	0.034
Цветки с числом тычинок до 25	0.105	0.046—0.196	0.269	0.175—0.382	0.009
Группа *2* (западно-среднеазиатские образцы)					
Длина лепестка	8.526	8.350—8.703	8.288	8.138—8.438	0.046
Длина тычинок внешнего ряда	5.437	5.319—5.535	5.276	5.170—5.382	0.048
Длина чашелистика	2.987	2.938—3.037	2.918	2.870—2.966	0.051
Группа *3* (восточно-среднеазиатские образцы)					
Цветки с числом тычинок до 30	0.563	0.480—0.639	0.450	0.369—0.528	0.044

Примечание. а — среднее, б — доверительный интервал.

ТАБЛИЦА 3

Вариации признаков цветков годичных побегов и многолетних обрастающих веточек в восточно-среднеазиатской группе популяций алычи

Признаки	Годичные побеги		Многолетние ветви		Уровень значимости
	а	б	а	б	
Длина лепестка	7.861	7.723—7.999	8.247	8.095—8.398	0.001
Ширина лепестка	6.211	6.060—6.363	6.581	6.419—6.742	0.003
Длина тычинок внешнего круга	5.386	5.291—5.482	5.580	5.488—5.672	0.009
Длина пестика	5.897	5.582—6.211	6.645	6.345—6.945	0.003
Длина столбика	4.958	4.683—5.233	5.618	5.360—5.877	0.002
Длина чашелистика	2.606	2.547—2.664	2.753	2.696—2.807	0.002
Ширина чашелистика	1.867	1.827—1.907	1.947	1.905—1.990	0.013
Рыльце ниже пыльников	0.294	0.224—0.371	0.188	0.130—0.257	0.026
Рыльце на уровне пыльников	0.006	0—0.034	0.044	0.018—0.088	0.032

Примечание. а — среднее, б — доверительный интервал.

типов признаков: 1) нейтральных, характерных для всех образцов всех популяций, входящих в радикал вида по Н. И. Вавилову; 2) устойчивых (и условно устойчивых) в метамерах одного образца, характеризующих образец и формирующих состав популяции по генетически детерминированным признакам и отражающих внутривидовую дифференциацию; 3) неустойчивых в метамерах образца, характеризующих пластичность вида: только при обнаружении устойчивого сдвига показателей на

ТАБЛИЦА 4

Средние значения (а) и доверительные интервалы (б) длины пестика, столбика, длины и ширины лепестка алычи трех групп популяций с метамеров разных сторон кроны

Экспозиция	Признак, мм											
	пестик			столбик			лепесток					
							длина			ширина		
	1	*2*	*3*	*1*	*2*	*3*	*1*	*2*	*3*	*1*	*2*	*3*
Северная												
а	4.723	7.802	6.325	3.706	6.303	5.317	8.637	8.537	8.143	6.713	6.634	6.437
б	4.223—5.223	7.558—8.046	5.603—7.047	3.291—4.120	6.079—6.527	4.685—5.949	8.470—8.805	8.320—8.754	7.825—8.460	6.513—6.912	6.439—6.807	6.087—6.786
Восточная												
а	4.833	7.448	6.720	3.759	5.951	5.666	8.833	8.302	8.225	6.649	6.550	6.543
б	4.369—5.298	7.193—7.703	6.066—7.374	3.371—4.146	5.727—6.175	5.102—6.231	8.623—9.044	8.099—8.505	7.910—8.540	6.468—6.829	6.355—6.745	6.236—6.849
Южная												
а	5.484	7.594	6.031	4.316	6.057	5.081	8.919	8.444	7.891	7.014	6.909	6.294
б	4.978—5.990	7.343—7.844	5.341—6.722	3.907—4.726	5.833—6.281	4.474—5.689	8.755—9.083	8.226—8.662	7.563—8.219	6.823—7.204	6.427—6.792	5.945—6.642
Западная												
а	4.514	7.521	6.007	3.486	6.034	5.089	8.382	8.329	7.956	6.382	6.531	6.311
б	4.003—5.025	7.241—7.782	5.341—6.674	3.045—3.927	5.800—6.268	4.517—5.660	8.199—8.564	8.117—8.542	7.624—8.289	6.202—6.561	6.359—6.704	5.923—6.700

П р и м е ч а н и е. Группы популяций: *1* — Закавказья, *2* — западных районов Средней Азии, *3* — восточных районов Средней Азии.

одинаковом фоне сравнения дополняют характеристику генотипической специфики сравниваемых групп и являются дополнительным свидетельством внутривидовой дифференциации *P. cerasifera*.

Устойчивые признаки следует использовать при описании внутривидовых таксонов и составлении ключей для определения. Неустойчивые признаки также могут быть использованы при описании таксонов (если обнаружен устойчивый сдвиг показателей), но не для характеристики индивидуума, а как характеристика показателей популяции. При описании следует указывать, что это экологически детерминированные признаки, и не ориентироваться на них при определении гербарных образцов, поскольку цветки, взятые из разных частей кроны, могут достоверно различаться по этим признакам.

В заключение следует сказать, что различия, существующие между алычей Закавказья и Средней Азии, с одной стороны, и алычей западных и восточных районов Средней Азии — с другой, были отмечены более ранними исследователями этого вида (Попов, 1929; Ковалев, 1955; Еремин, 1969). Настоящее исследование позволяет подтвердить обоснованность выделения западного и восточного экотипов среднеазиатской алычи в самостоятельные таксоны, осуществленного нами ранее на основе географо-морфологического метода (Лунева, 1984а, б).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Драгавцев В. А. Быстрый метод оценки генетических различий в строении и форме крон древесных растений // Науч.-производ. конф. по вопросам лесного и лесокультурного дела в Казахстане. Алма-Ата, 1964. С. 62—64.

Екимов В. П. Алыча Закавказья и географическая изменчивость ее признаков // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству в Ленинграде 10—16 января 1929 г. Л., 1929. № 3. С. 211—220.

Еремин Г. В. Алыча. М., 1969. 169 с.

Еремин Г. В., Гарковенко В. М. Внутривидовая систематика алычи // Тр. прикл. бот. ген. сел. 1989. Т. 123. С. 9—14.

Ковалев Н. В. Алыча в природе, культуре и селекции. Ташкент, 1955. 212 с.

Лунева Н. Н. Таксономическое положение туркменской алычи // Тр. прикл. бот. ген. сел. 1984а. Т. 87. С. 102—104.

Лунева Н. Н. Место алычи восточной в системе вида *Prunus cerasifera* Ehrh. // Тр. прикл. бот. ген. сел. 1984б. Т. 88. С. 106—108.

Петров С. А. О генотипической обусловленности фенов в популяциях лесных древесных растений // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюз. совещ. М., 1990. С. 214—215.

Подгорный Ю. К. Структура высотных популяций сосны крымской по фенам окраски микростробиллярных колосков // Там же. 1990. С. 221.

Попов М. Г. Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии // Тр. прикл. бот. ген. сел. 1929. Т. 22. С. 240—483.

Всероссийский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 1 IX 1995

SUMMARY

Evaluation of morphological characters of the flower in *P. cerasifera* by means of a comparative study of the character variability in crowns of individual trees in representative groups sampled from 7 populations (Transcaucasus, Central Asia) made it possible to reveal some characters stable under different conditions of illumination, nutrition, water supply, etc., and insensitive to the influencing factors of the environment. Apparently, these characters are determined by the tree's genotype, in the firsy place. A comparison of frequency of occurrence of these characters in populations has revealed differences in the genotypic composition of the populations. A series of other characters showed variability. They are affected mainly by the ecological factors. The evaluation of character behavior in populations and groups of populations

conducted under the same conditions (orientation in cardinal points; level and parts of the crown) made it possible to reveal stable differences in characters. These differences also characterize genetic specificity of a population.

УДК 581.48 : 581.55 (571.512) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© В. Д. Перевозникова

ПОЧВЕННЫЙ ЗАПАС СЕМЯН РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЭВЕНКИИ

V. D. PEREVOZNICOVA. SEED BANK IN THE SOILS OF EVENKIAN PLANT COMMUNITIES

Изучено формирование почвенного запаса семян в растительных сообществах Эвенкии. Приведены данные по запасу и видовому составу живых семян, их численности и особенностям распределения в подстилках и почве. Показано влияние структуры нижних ярусов растительности на формирование банков семян в различных фитоценотических условиях.

Растительные сообщества обладают комплексом механизмов для их адаптации к экстремальным климатическим условиям. Одним их таких механизмов устойчивости ценозов можно считать наличие в почве жизнеспособных семян растений, которые при благоприятных условиях способны к прорастанию. Прорастание семян в экстремальных климатических условиях отражает способность вида к семенному размножению и выявляет пределы его толерантности. Чем шире диапазон экологических условий, в которых семена данного вида прорастают и дают высокую всхожесть, тем выше толерантность вида, шире ее пределы, лучше адаптивные возможности вида (Ходачек, 1993). В литературе имеется немало сведений, касающихся почвенного запаса семян в разных растительных зонах. Однако для Эвенкии такие работы отсутствуют. Поэтому изучение почвенного запаса семян и его роли в формировании растительных сообществ данного района весьма важно.

По лесорастительному районированию (Коротков, 1994) район исследований относится к Ангаро-Тунгусской лесорастительной провинции, включающей Нижне-Тунгусский округ северотаежных светлохвойных лесов, Подкаменно-Тунгусский среднетаежных светлохвойных лесов и Приангарский южнотаежных и подтаежных светлохвойных лесов. Основными лесообразующими породами являются: *Larix gmelinii*,[1] *L. sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*. Изучались коренные и нарушенные растительные сообщества. Основной причиной их нарушенности являются лесные пожары. Они определяют структуру и направленность лесообразовательного процесса, при этом важную роль в возникновении и распространении лесных пожаров играет континентальность климата. Распределение осадков в течение года неравномерное. На летние месяцы приходится 70—80 % от общей суммы осадков, но тем не менее по средним многолетним данным для Эвенкии характерно наличие сухого периода (Перевозникова, 1994а). Среднегодовая температура воздуха отрицательная, число дней со снежным покровом по некоторым метеостанциям превышает 200 дней. Значения максимальных и минимальных температур на поверхности почвы и в слое 5—10 см различаются более чем в 2 раза (табл. 1). Своеобразие гидротермического режима почв, наличие мерзлоты, последствия пожаров отразились на формировании почвенных банков семян и соответственно на их реализации.

Образцы были взяты: 1) в сосняках: лишайниковом (III бонитета), экотопически приуроченном к песчаным почвам межболотных грив, и разнотравно-брусничном (IV), произрастающем на легких суглинках плакорных местообитаний; 2) в лиственничниках: багульниково-бруснично-зеленомошном (III бонитета), кустарничково-мо-

---

[1] Названия растений даны по работе С. К. Черепанова (1981).

ТАБЛИЦА 1

Климатическая характеристика района исследований по данным метеостанций (Справочник..., 1967, 1969)

Показатели	Метеостанции		
	Тура	Ванавара	Подкаменная Тунгуска
Температура воздуха, °С			
среднегодовая	−9.5	−6.1	−3.8
средняя января	−36.7	−30.1	−23.8
средняя июля	16.3	17.0	17.6
годовая амплитуда, °С	53.0	47.1	41.4
Осадки, мм			
среднегодовые	396	478	671
зимние (XI—III)	85	128	212
летние (IV—X)	311	350	459
Число дней со снежным покровом	210	196	204
Температура почвы, °С			
на поверхности			
минимальная	−37.0	−32.0	−26.0
максимальная	20.0	21.0	21.0
среднегодовая	−9.0	−6.0	−4.0
температура летних месяцев (на гл. 5 см)			
минимальная	5.6	7.0	7.9
максимальная	17.8	19.4	19.2
температура летних месяцев (на гл. 10 см)			
минимальная	5.7	7.5	8.2
максимальная	16.7	18.5	18.7

ховом (V), ерниково-кустарничково-моховом (V), на вырубке 7 лет кустарничково-злаково-моховой и на гари 10 лет кустарниково-моховой, на суглинистых почвах различного механического состава; 3) в ерниково-моховой тундре, занимающей ровные участки плато на северной границе подзоны северотаежных лесов.

В пределах пробной площади (0.25 га) почвенные образцы отбирали послойно до глубины 10 см минерального слоя почвы на 10—15 точках, расположенных достаточно равномерно по всей пробной площади. Для взятия почвенных образцов использовали специальный металлический бур 5 см в диам. Для установления вертикального распределения семян в почве образцы брали послойно: верхний слой подстилки, нижний слой подстилки, затем слои минеральной почвы толщиной 2 см. Образцы помещали в чашки Петри, которые находились в закрытом помещении в условиях рассеянного света и постоянно поддерживались во влажном состоянии. Запас жизнеспособных семян определяли методом проращивания в почвенных образцах по опубликованным методикам (Работнов, 1960; Петров, 1983; Комарова, 1986). Наблюдения за прорастанием вели на протяжении 3 месяцев (с июля по октябрь). Периодически (раз в неделю) образцы осматривали для выявления появившихся всходов. Идентификация их проводилась с помощью определителей (Васильченко, 1960, 1979; Рысина, 1973; Комарова, 1986) по появившимся настоящим листьям. Отдельно учитывали моховой покров и подстилку. Для выявления общего запаса семян использован метод непосредственного отбора семян из почвенного монолита (5 × 5 × 10 см) в 3-кратной повторности.

Запас живых семян в почве — это по существу эмбриональная популяция вида, его «долгосрочные сбережения». Он создает возможности для пополнения популяций

семенным подростом и поддержания уровня численности популяций, дает представление о потенциях генеративного размножения вида и о реализации этих возможностей на различных этапах сукцессии, степень которой выявить трудно, поскольку в каждом конкретном случае имеет место сложная комбинация многих разнопланово действующих факторов, конечным результатом которых является семенное возобновление.

Для успешного семенного возобновления растений в ценозе, по мнению Е. А. Ходачек (1985), необходим ряд условий: 1) высокое качество семян, содержащихся в почве; 2) наличие благоприятных условий для их прорастания; 3) способность долго сохранять всхожесть в неблагоприятных для прорастания семян условиях. Автор считает, что низкий запас семян не всегда свидетельствует о подавлении генеративного размножения. В некоторых случаях незначительное число семян в почве может быть результатом высокого их качества (высокая всхожесть, короткий период прорастания, отсутствие покоя и способность прорастать в широком диапазоне условий) и свидетельствовать о генеративной активности вида (Khodachek, 1993). Возобновление растений в ценозе может проходить и за счет немногочисленных семян в условиях, подходящих для их прорастания.

По литературным данным семена многих растений в экстремальных условиях (например, в Арктике) сохраняют жизнеспособность в широком диапазоне условий, имеют различные механизмы ее сохранения (твердосемянность, покой, поздние сроки созревания), что свидетельствует о высокой их толерантности и способности давать нормальные всходы. Значительный запас семян в почве при высоких показателях семенной продуктивности создает благоприятные условия для успешного семенного размножения растений в суровых климатических условиях (Ходачек, 1978, 1985).

Наличие оптимальных условий для прорастания семян из почвенного банка в некоторой степени способствует его истощению. Однако даже в активном запасе семян содержится известный процент лишь потенциально жизнеспособных семян, фактически никогда не дающих всходов. Это объясняется тем, что при оптимальном для прорастания режиме температуры и влажности повышается также активность почвенных микроорганизмов, результат жизнедеятельности которых отрицательно влияет на жизнеспособность семян (Левина, 1981).

Анализ полученных нами данных показывает, что число семян в почвах изученных фитоценозов может значительно колебаться (табл. 2). Уровень колебаний зависит как от степени воздействия внешних факторов, так и от внутренней организации растительного сообщества. Максимальный запас семян сосредоточен в почвах лиственничников (от 16 419 до 32 979 шт./м²). Достаточно высокий запас семян наблюдается на вырубке (27 317 шт./м²). Наименьший запас семян (от 1026 до 1397 шт./м²) отмечен в почвах сосняков лишайниковых, что, безусловно, связано с доминированием в напочвенном покрове лишайников (*Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*). Жизнеспособность семян в почвах всех изучаемых ценозов невысокая и колеблется от 2 до 26 %. Минимальный запас всхожих семян зафиксирован в сосняках лишайниковых, максимальный — на гарях.

Одна из самых больших трудностей работы с почвенным банком семян — определение видовой принадлежности всходов. Поскольку определить вид по проросткам очень трудно, живые семена в почве определены до рода, а папоротники — до семейства. Из травянистых доминируют представители родов *Carex*, *Stellaria*, а из древесных — *Betula*. По анализу видового состава почвенных банков жизнеспособных семян можно судить о типах жизненных стратегий растений. Присутствие в семенных банках *Calamagrostis* sp. характерно для ненарушенных сообществ (сосняки лишайниковый и разнотравно-брусничный и лиственничник ерниково-кустарничково-моховой), в то время как *Chamerion angustifolium* предпочитает нарушенные ценозы (гари и вырубки).

Видовое разнообразие почвенных банков семян зависит от флористического состава сообщества и семенной продуктивности растений, произрастающих в данном ценозе. Наибольшее разнообразие характерно для почвенных банков семян гарей.

ТАБЛИЦА 2

Банки семян в почвах растительных сообществ Эвенкии

Фитоценоз	Численность семян, шт./м^2		
	всего, шт./м^2	всхожих	
		шт./м^2	%
Сосняки			
лишайниковый 150 лет	1397	35	2.5
лишайниковый 100 лет	1026	18	1.7
разнотравно-брусничный	8209	1203	14.6
Лиственничники			
ерниково-кустарничково-моховой	16419	495	3.0
багульниково-бруснично-зеленомошный	32979	4246	12.8
кустарничково-моховой	23779	5520	23.2
Тундра ерниково-моховая	4741	442	9.3
Вырубка (7 лет) кустарничково-злаково-моховая	27317	4104	15.0
Гарь (10 лет) кустарниково-моховая	9908	2548	25.7

которое в значительной мере связано со степенью повреждения мохового покрова, что в свою очередь способствует увеличению семенной продуктивности растений, обеспечивает возможность заноса семян из сопредельных участков и создает соответствующий субстрат для укоренения всходов. Фитоценотические условия также сказываются на качестве семян.

Набор видов в почвенном запасе семян, как правило, отражает видовой состав сообщества, хотя и не вполне адекватно. По числу жизнеспособных семян, содержащихся в почве, можно оценить значение того или иного вида в сообществе и его роль в сукцессии. Следует отметить, что в почвах некоторых лесных ценозов имеются жизнеспособные споры папоротников (табл. 3), которые, вероятно, проникли в почву на ранних этапах демутационных смен на стадии открытого биогеоценоза (Перевозникова, 1994б). В холодных условиях среды погребенные в почве диаспоры могут потенциально храниться и не терять жизнеспособность в течение длительного времени (McGraw et al., 1991).

Участие в сложении видового состава различных жизненных форм растений (мхов, трав, кустарничков и древесных растений) сказывается на формировании почвенного запаса семян различных ценозов. При этом важная роль в ненарушенных ценозах принадлежит моховому покрову, который в среднем задерживает 20—40 % семян, попадающих на его поверхность. Хорошо развитый моховой покров препятствует проникновению семян в подстилку и почву. Они быстро теряют всхожесть или поедаются птицами и мелкими животными.

Соотношение запаса семян в почве и подстилке разных растительных сообществ неодинаково, особенно это заметно в запасе всхожих семян (табл. 4). В сосняках основная масса семян сосредоточена в моховом покрове и подстилке (1—15 %); в лиственничниках — в почве (4—26 %); в ерниково-моховой тундре — в моховом покрове (10 %); в нарушенных ценозах (гарь и вырубка) — в минеральном слое почвы (12—31 %).

Величина почвенного банка семян зависит от структуры живого напочвенного покрова, характерным признаком которого является мозаичность. Чередование элементов мозаики тесно связано с нанорельефом, и основной причиной ее проявления является существующая внутренняя дифференциация среды, вызванная различиями температурного режима по нанорельефу (Норин, Рахманина, 1963).

Запас семян по элементам структуры покрова довольно сильно варьирует. Максимальный запас семян в почве сосняков сосредоточен в лишайниковой синузии.

ТАБЛИЦА 3

Видовая принадлежность всхожих семян в почвах растительных сообществ Эвенкии (шт./м^2)

Виды растений	Фитоценоз*								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Larix gmelinii	18	—	—	—	—	—	—	—	284
Betula sp.	18	18	—	531	—	—	212	—	—
Carex sp.	—	—	71	71	1274	425	—	—	708
Calamagrostis sp.	18	—	142	106	—	—	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea	—	—	71	—	—	142	—	—	—
Ribes sp.	—	—	—	71	—	—	—	—	142
Stellaria sp.	—	—	—	35	—	849	—	284	—
Chamerion angustifolium	—	—	—	—	—	142	—	284	141
Eriophorum sp.	—	—	—	—	142	—	—	—	—
Valeriana officinalis	—	—	—	—	—	—	—	—	425
*Polypodiacea***	—	425	2052	—	—	—	—	—	—

Примечание. * Типы растительных сообществ: 1 — сосняк лишайниковый (150 лет); 2 — сосняк лишайниковый (100 лет); 3 — лиственничник ерниково-кустарничково-моховой; 4 — сосняк разнотравно-брусничный; 5 — лиственничник кустарничково-моховой; 6 — лиственничник багульниково-бруснично-зеленомошный; 7 — ерниково-моховая тундра; 8 — вырубка кустарничково-злаково-моховая (давность рубки 7 лет); 9 — гарь кустарниково-моховая (давность пожара 10 лет). ** — Определено до семейства.

Самые благоприятные условия для сохранения жизнеспособности семян оказались в бруснично-зеленомошной синузии. Доля всхожих семян здесь составляет 67 % от общего запаса семян (табл. 5). В ерниково-моховой тундре, где почвенно-климатические условия более контрастны, чем в лесных сообществах, наибольшая численность семян в почве наблюдается в лишайниковых пятнах, т. е. в 2 раза больше, чем в зарослях *Betula nana*, и в 3.5, чем в моховых пятнах. Самый большой запас всхожих

ТАБЛИЦА 4

Запасы семян в подстилке и почве растительных сообществ Эвенкии

Фитоценоз	Общий запас семян, шт./м^2		Доля всхожих семян, %	
	A_0	0—10 см	A_0	0—10 см
Сосняки				
лишайниковый (150 лет)	1380	0	1	0
лишайниковый (100 лет)	1044	0	3	0
разнотравно-брусничный	7042	1168	15	9
Лиственничники				
ерниково-кустарничково-моховой	6299	10121	1	4
багульниково-бруснично-зеленомошный	17693	15287	13	22
кустарничково-моховой	16702	7077	22	26
Тундра ерниково-моховая	3415	1292	10	5
Вырубка (давность рубки 7 лет) кустарничково-злаково-моховая	10332	16986	20	12
Гарь (давность пожара 10 лет) кустарниково-моховая	3014	6794	14	31

ТАБЛИЦА 5

Характеристика почвенного запаса семян в зависимости от фитоценотической структуры сообществ

Фитоценоз	Элементы структуры	Всего семян, шт./м²	В том числе всхожих	
			шт./м²	%
Сосняки				
лишайниковый 150 лет	Лишайниковая синузия	1309	0	—
	Бруснично-зеленомошная	1485	70	67
лишайниковый 100 лет	Лишайниковая	1875	35	33
	Лишайниково-зеленомошная	175	0	—
Тундра ерниково-моховая	Заросли *Betula nana* L.	3680	1203	68
	Лишайниковая	7997	495	28
	Моховая	2265	71	4
	Участки голого грунта	7219	0	—

семян наблюдается в зарослях березки (68 % от общего запаса семян). Жизнеспособные семена в пятнах голого грунта отсутствуют.

На основании полученных данных установлено, что в формировании почвенных семенных банков ненарушенных лесных сообществ изучаемого региона наблюдается тенденция к накоплению жизнеспособных семян в почвах ненарушенных сообществ, тогда как в ненарушенных лесах других регионов (Работнов, 1982; Комарова, 1986; Петров, 1989; Перевозникова, 1991) всхожие семена встречаются в небольшом количестве или совсем отсутствуют. Сосняки лишайниковые, произрастающие на песчаных почвах межболотных грив (сосняки лишайниковые), и ерниково-моховые тундры, занимающие ровные участки плато на северной границе подзоны северотаежных лесов, отличаются небольшой численностью жизнеспособных семян в почвенном банке (менее 10 % от общего запаса).

Численность жизнеспособных семян в почве нарушенных сообществ достаточно высокая, хотя общий запас семян может быть и ниже по сравнению с лиственничниками. Мы не имеем возможности проследить закономерности формирования семенных банков в ходе сукцессии. Однако можно предполагать, что наименьшие семенные банки характерны для маломощных щебнистых почв в условиях сильно расчлененного рельефа и для почв на участках с часто повторяющимися лесными пожарами разной интенсивности.

Таким образом, в растительных сообществах Эвенкии при длительном отсутствии дестабилизирующих факторов отчетливо прослеживается тенденция к накоплению в почвах ненарушенных ценозов жизнеспособных семян, которые в дальнейшем могут быть реализованы, что с полным основанием можно считать признаком их устойчивости. Обновление и пополнение почвенного банка семян происходит в ходе восстановительных смен лесной растительности, связанных с периодичностью и интенсивностью лесных пожаров, а в некоторых случаях и с другими факторами, в частности рубкой леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Всходы деревьев и кустарников (Определитель). М.—Л., 1960. 301 с.

Васильченко И. Т. Определитель всходов сорных растений. Л., 1979. 343 с.

Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1986. 224 с.

Коротков И. А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск, 1994. С. 29—47.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.
Норин Б. Н., Рахманина А. Т. Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 10. С. 1409—1423.
Перевозникова В. Д. Банк семян в почвах сосновых лесов Среднего Приангарья // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1991. С. 192—193.
Перевозникова В. Д. Оценка нарушенности лесных экосистем Эвенкии // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 1994а. Вып. 2. С. 84—91.
Перевозникова В. Д. Запас жизнеспособных спор папоротников в почвах коренных и нарушенных биогеоценозов Среднего Приангарья // Экология. 1994б. № 6. С. 11—15.
Петров В. В. О методике изучения почвенного запаса семян в лесных фитоценозах // Вестн. МГУ. Биология. 1983. № 2. С. 68—72.
Петров В. В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. М., 1989. 175 с.
Работнов Т. А. Методы размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.—Л., 1960. Т. 2. С. 20—40.
Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в почве природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М., 1982. С. 35—58.
Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., 1973. 215 с.
Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы. Л., 1967. Вып. 21. С. 84—90.
Справочник по климату СССР. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л., 1969. Вып. 21. С. 172—174.
Ходачек Е. А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 166—198.
Ходачек Е. А. Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 896—908.
Ходачек Е. А. Особенности прорастания семян арктических растений (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 15—27.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
McGraw J. B., Vavrek M. C., Bennington C. C. Ecological genetic variation in seed banks. I. Establishment of a time transect // J. Ecol. 1991. 79. N 3. P. 617—625.
Khodachek E. A. Reproduction strategies of plants in arctic environment // Glob. change and Arct. terr. ecosyst.: Int. Cont. Oppdal. 21—26 Aug. 1993. Abstr. Trondheim, [1993]. P. 48.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 4 XI 1995

SUMMARY

Data on the amount and species composition of viable seeds in the soil in *Evenkia* plant communities are given. Patterns of their distribution in the litter and soil are given as well. The influence of the structure of vegetation lower strata on formation of seed bank under different phytocoenotic conditions is shown.

УДК 581.9 (571.53) : 582.29

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© Г. П. Урбанавичюс

НЕМОРАЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ В ЛИХЕНОФЛОРЕ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

G. P. URBANAVICHUS. NEMOROSE RELICTS IN THE FLORA OF LICHENS OF THE BAIKAL RESERVE

Обобщены литературные данные и результаты полевых исследований лихенофлоры Байкальского заповедника (Южное Прибайкалье, хр. Хамар-Дабан). Список реликтов неморального комплекса лихенофлоры насчитывает 65 видов. Географический обзор показывает преобладание мультирегиональных видов.

Наибольшим видовым разнообразием реликтов и их обилием отличаются разнотравно-папоротниковые пихтовые и тополевые леса северного макросклона хребта.

Изучение реликтовых видов лишайников наряду с изучением реликтов других групп растений дает важные дополнительные материалы для решения ряда проблем географии растений, в частности для выяснения истории формирования флоры и растительности. Связано это с тем, что среди лишайников встречается значительно больше реликтовых элементов, чем среди сосудистых растений. В лихенофлоре гораздо отчетливее проявляются исторические и географические связи с флорами других районов, пути распространения и формирования современного облика флоры.

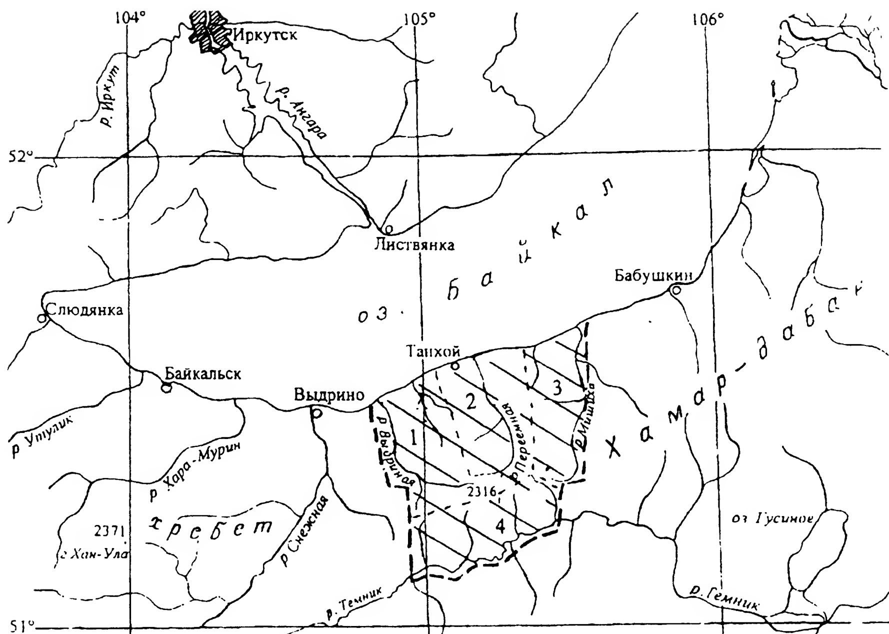
К настоящему времени опубликовано не так много работ, посвященных изучению реликтовых элементов лихенофлор в горах Южной Сибири (Рассадина, 1940; Окснер, 1946; Водопьянова, 1970; 1973; Седельникова, 1977, 1985, 1986, 1990, 1991). Для Прибайкалья приведены более подробные сведения о распространении неморальных реликтов по Баргузинскому (Будаева, 1989) и Байкальскому (Макрый, 1990) хребтам. Для последнего Т. В. Макрый (1990) приводит 43 вида (примерно 85 % от общего числа неморальных видов), относящихся к реликтам и реликтоидам, и выделяет два рефугиума третичной неморальной флоры: юго-восточный (южная часть хребта, обращенная к оз. Байкал) и северо-западный (наиболее влажный район со значительной долей темнохвойных лесов в лесопокрытой площади). Если для первого района характерно преобладание более теплолюбивых неморальных реликтов большей частью листоватых форм, перешедших к эпилитному обитанию, то для второго — наибольшее количество накипных форм неморальных реликтов, обитающих в пихтовых лесах на древесных породах с гладкой корой.

К интересному и вполне закономерному выводу приходит Н. В. Седельникова (1991), занимающаяся изучением лихенофлор различных районов Алтае-Саянской горной области. Основными, по ее мнению, рефугиумами неморальных реликтов являются территории, занятые черневой тайгой. Один из таких рефугиумов, самый восточный для гор Южной Сибири (Гудошников, 1978), находится на южном побережье оз. Байкал: на северном склоне Хамар-Дабана, в его средней, вогнутой части.

Подробное описание растительности центральной части Хамар-Дабана дано в работах Н. А. Еповой (1956, 1960а, б; 1961, 1962), М. М. Ивановой (1967, 1969), А. А. Киселевой (1978), Е. Г. Мартусовой (1989). Особенность южнобайкальского рефугиума проявляется в том, что при ярко выраженном комплексе влажной пихтовой высокотравной тайги в ней почти отсутствует необходимый элемент «черни» в классическом описании — осина *Populus tremula* L. (Баранов, Смирнов, 1931; Поляков, 1934; Сочава, 1956; Куминова, 1957, 1973; Поликарпов, Назимова, 1963; Крапивкина, 1973а, б; Положий, Крапивкина, 1985). В хамардабанской тайге по долинам рек и у подножий водораздельных грив получили наибольшее развитие тополевые, тополево-пихтовые, тополево-елово-кедровые и другие смешанные леса с разной долей участия тополя, пихты, кедра, ели и березы. В местах максимального развития пихтово-тополево-березовых лесов подлесок образован крупноствольными рябиной, черемухой и ольхой. Осина встречается редко, по нашему мнению — вследствие избыточного увлажнения. При снижении уровня влажности к восточной и западной окраинам Хамар-Дабана осина активно участвует в составе древостоя.

Границы южнобайкальского рефугиума разные исследователи очерчивают по-разному — от р. Хара-Мурин до р. Мишиха либо от р. Утулик до р. Мысовка или даже от ст. Слюдянка до с. Посольское, но основная концентрация неморальных реликтов высших сосудистых растений приходится на междуречье Снежная—Мишиха. В пределах этого района и расположен Байкальский заповедник, изучению лихенофлоры которого посвящена настоящая работа (см. рисунок).

Характерными особенностями района исследования являются постоянно высокая влажность воздуха (по нашим наблюдениям, среднемесячная относительная влажность воздуха в июле на удалении 4 км от берега оз. Байкал составляет 82—85 %) и



Байкальский заповедник.

Районы: *1* — западный, *2* — центральный, *3* — восточный, *4* — южный.

большое количество осадков (по нашим наблюдениям, до 860—1000 мм в год, а с подъемом в горы — до 1500 мм и более). Объясняется это ориентацией хребта Хамар-Дабан, задерживающего господствующие потоки воздушных масс, а также воздействием огромной водной массы оз. Байкал. С этим связано и максимальное накопление снега (от 60—80 см на побережье до 180—200 см и более в горных долинах рек Выдриная, Аносовка, Переемная, Осиновка Мишихинская), и как следствие — непромерзание почв. Таким образом, климат центральной части макросклона Хамар-Дабана имеет некоторые черты океаничности.

Благодаря этим особенностям на значительных пространствах северных склонов Хамар-Дабана развиты высокопроизводительные пихтовые, пихтово-кедровые и пихтово-тополевые леса, описанные Е. Г. Мартусовой (1989) как черневые. Основные их черты: во-первых, преобладание в древостое пихты сибирской с участием лиственных пород — березы, рябины, черемухи, ольхи, тополя душистого и местами осины, а также хвойных — кедра и ели; во-вторых, развитие богатого травяного яруса из разнотравья и папоротников, среди которых значительное число составляют неморальные виды — реликты широколиственных и хвойно-широколиственных лесов третичного периода. По данным А. А. Киселевой (1978), среди сосудистых растений Хамар-Дабана насчитывается 26 видов, являющихся неморальными реликтами третичного периода.

Установление реликтовости вида является одним из сложных моментов флорогенетического анализа. В литературе достаточно много обсуждались критерии и подходы при выделении реликтового элемента флоры (Вульф, 1937, 1941; Лазаренко, 1939; Окснер, 1946, 1974; Бардунов, 1963; Положий, 1965; Гудошников, 1978, и др.). На основании обобщения различных точек зрения мы пришли к мнению о том, что определение реликтового характера вида строится прежде всего на основании географических исследований (изучение общего ареала, его основной части и дизъюнкций, а также ареалов родственных, заведомо реликтовых видов). Важны также биологические и экологические особенности поведения вида, например при-

уроченность к субстрату в основном ареале и в конкретном месте обитания. Достаточно надежен и ценотический подход. При этом важно учитывать не только видовой состав предполагаемых реликтов, но и характер лишайниковых синузий, их сочетание с другими реликтами, особенности растительных сообществ. Обособленность таксонов в систематической структуре также может свидетельствовать о реликтовости лишайников.

Вопрос о возрасте неморальных реликтов решен в настоящее время неоднозначно. Существует общее мнение о наиболее древнем — третичном — возрасте неморальных растений, встречающихся в горах Сибири. Известно, что к концу миоцена на месте нынешней умеренной зоны в Северном полушарии еще сохранялся единый пояс широколиственных лесов (Лавренко, 1930). С наступившими в плиоцене похолоданием и последующими плейстоценовыми оледенениями этот пояс распался на ряд изолированных участков. Сейчас в пределах России отдельные представители мезофильной широколиственной флоры сохраняются в рефугиумах на Южном Урале, в предгорьях Алтая, в Горной Шории, на Кузнецком нагорье, в Западном и Восточном Саянах, в Прибайкалье и Забайкалье, далее в Приаргунье, Приамурье и Приморье. Находки неморальных реликтовых лишайников в далеко отстоящих друг от друга участках на всех континентах указывают на былое их распространение и древность происхождения.

Но есть и другая точка зрения, согласно которой их третичный возраст ставится под сомнение или даже отрицается. Например, В. В. Ревердатто (1940) отмечает, что этот возраст не может считаться твердо установленным. Г. Э. Гроссет (1962) указывает на послеледниковый возраст широколиственных реликтов юга Сибири. Мы придерживаемся точки зрения Н. В. Седельниковой (1977, 1991) о третичном (плиоценовом) возрасте большинства неморальных реликтов в лихенофлорах гор Южной Сибири, в том числе и Прибайкалья (в части Южнобайкальского рефугиума). К этому выводу приходят и другие исследователи (Бардунов, 1963; Голубкова, 1983; Макрый, 1990). В то же время существует группа неморальных реликтов, в основном представителей восточноазиатской лихенофлоры, которые, скорее всего, являются реликтами голоцена, мигрировавшими в Южную Сибирь в теплый период из Восточной Азии, не затронутой плейстоценовыми оледенениями.

Краткий таксономический и ареалогический анализ неморальных реликтов лихенофлоры заповедника

В лихенофлоре Байкальского заповедника к неморальным реликтам отнесено 65 видов (табл. 1), что составляет 81.2 % от общего числа видов неморального элемента лихенофлоры. Показатель этот не так уж высок, как может показаться на первый взгляд. Так, например, Н. В. Седельниковой (1991) из 113 неморальных видов лихенофлоры Алтая и Кузнецкого нагорья выделено 108 неморальных реликтов (95.6 %). Все рассматриваемые виды относятся к 31 роду из 19 семейств, и один вид — *Normandina pulchella* — с неясным систематическим положением. Таксономический состав неморальных реликтов лихенофлоры Байкальского заповедника представлен в табл. 2.

Шесть ведущих семейств содержат 46 видов (71 %). Высокая доля представителей семейств *Physciaceae*, *Pertusariaceae*, *Lecanoraceae*, *Bacidiaceae*, имеющих в основном тропический и субтропический генезис (Окснер, 1946), свидетельствует о широком в доледниковый период распространении на территории Байкальской Сибири неморальной мезофильной лихенофлоры, связанной с раннетретичными широколиственными лесами субтропического типа.

Распределение неморальных реликтов по типам ареалов представлено в табл. 3.

Около половины видов (32) имеет широкое распространение не только в Голарктике, но и за ее пределами, что является характерной чертой большинства реликтовых видов. Чем обширнее общий ареал реликтового вида и больше дизъюнкции

ТАБЛИЦА 1

Приуроченность неморальных реликтов к субстрату

Виды	П	К	Е	С	Л	Б	Р	Т	И	Ч	Пр.	Другой субстрат
Anisomeridium biforme (Borrer) Harr.	+							+				
Bacidia beckhausii K¨orb.								+				
B. friesiana K¨orb.							+	+				
B. propinqua (Stizenb.) Arnold								+				
B. rubella (Hoffm.) Massal.	+							+				
Biatora efflorescens (Hedl.) Erich.	+							+				
Calicium lenticulare Ach.	+	+										
C. quercinum Pers.		+										
Candelaria concolor (Dicks.) Stein								+				
Cetrelia braunsiana (M¨ull. Arg.) Zahlbr.												+
C. olivetorum (Nyl.) W. Culb. et C. Culb.	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+
Coccocarpia erythroxyli (Spreng.) Swinsc. et Krog												+
Dendriscocaulon umhausense (Auersw.) Degel.							+			+		
Flavoparmelia caperata (L.) Hale	+	+	+	+		+						+
Flavopunctelia soredica (Nyl.) Hale		+		+		+						+
Graphis scripta (L.) Ach.	+	+	+			+	+		+	+		
Heterodermia speciosa (Wulf.) Trevis.						+	+	+	+	+		
Lecanora albella (Pers.) Ach.	+					+	+			+		
L. allophana Nyl.							+			+		
L. argentata (Ach.) Malme	+	+	+					+	+		+	
L. chlarotera Nyl.	+						+			+	+	
L. intumescens (Rebent.) Rabenh.	+					+		+				+
L. sarcopidoides (Massal.) A. L. Sm.						+					+	
L. subrubra Hue	+											
L. subrugosa Nyl.	+											
Lecidea nylanderi (Anzi) Th. Fr.								+				
Leptogium burnetiae Dodge								+				
L. cyanescens (Rabenh.) K¨orb.							+	+	+			+
L. hildenbrandii Nyl.								+				
Lobaria isidiophora Yoshim.	+		+			+	+	+	+	+		+
L. isidiosa (M¨ull. Arg.) Vain.			+				+	+				+
L. meridionalis Vain.	+		+			+	+	+				
L. orientalis (Asah.) Yoshim.						+		+				
L. scrobiculata (Scop.) DC.												+
L. retigera (Bory) Trevis.						+	+	+				+
Melaspilea gibberulosa (Ach.) Zw.								+				
Nephromopsis komarovii (Elenk.) Wei												+
Normandina pulchella (Borr.) Nyl.												+
Ochrolechia pallescens (L.) Massal.	+						+	+				
O. parella (L.) Massal.							+	+	+			
Pannaria conoplea (Ach.) Bory								+	+			+
Parmelina quercina (Willd.) Hale							+					
Pertusaria albescens (Huds.) Choisy et Werner								+				
P. amara (Ach.) Nyl.						+						
P. hemisphaerica (Flk.) Erichs.	+		+			+		+				
P. leioplaca DC. in Lam. et DC.						+	+	+				
P. multipuncta (Turn.) Nyl.	+	+				+	+		+	+		
P. pertusa (Weigel.) Tuck.	+						+					

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	П	К	Е	С	Л	Б	Р	Т	И	Ч	Пр.	Другой субстрат
Pertusaria trachythallina Erichs.	+						+					
Phaeocalicium populneum (Brodo ex Dudy) A. F. W. Schmidt								+				
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg								+	+		+	+
P. endococcina (Körb.) Moberg								+				+
P. kairamoi (Flk.) Moberg								+			+	
P. nigricans (Flk.) Moberg								+				+
Physconia detersa (Nyl.) Poelt							+	+				
P. perisidiosa (Erichs.) Moberg						+	+	+				
Pyxina sorediata (Fr.) Mont.												+
Punctelia subrudecta (Nyl.) Krog			+	+				+				
Ramalina farinacea (L.) Ach.					+							
R. pollinaria (Westr.) Ach.								+	+			+
R. sinensis Jatta								+	+			
Rinodina archaea (Ach.) Arnold	+							+				+
R. polyspora Th. Fr.								+				
Sclerophora nivea (Hoffm.) Tibell								+				
Sticta nylanderiana Zahlbr.	+		+			+	+	+	+			+
Всего — 65	22	8	10	3	1	18	23	41	13	9	6	21

Примечание. П — пихта, К — кедр, Е — ель, С — сосна, Л — лиственница, Б — береза, Р — рябина, Т — тополь, И — ива, Ч — черемуха, Пр — прочие древесные породы и кустарники. Другой субстрат — камни и скалы (голые и замшелые), валеж.

между отдельными частями, тем более древний возраст, возможно, имеет данный вид. Среди мультирегиональных видов отмечено максимальное число реликтов, перешедших от эпифитного к эпилитному произрастанию. Это *Cetrelia olivetorum*, *Coccocarpia erytroxyli*, *Leptogium cyanescens*, *Lobaria retigera*, *L. scrobiculata*, *Normandina pulchella*, *Pannaria conoplea*, *Phaeophyscia ciliata*, *Ramalina pollinaria* и др. Среди

ТАБЛИЦА 2

Таксономический состав реликтовой неморальной лихенофлоры Байкальского заповедника

Семейство	Число родов	Число видов	Семейство	Число родов	Число видов
Bacidiaceae	2	5	*Melaspileaceae*	1	1
Caliciaceae	1	2	*Mycocaliciaceae*	1	1
Candelariaceae	1	1	*Pannariaceae*	1	1
Coccocarpiaceae	1	1	*Parmeliaceae*	6	7
Collemataceae	1	3	*Pertusariaceae*	2	9
Coniocybaceae	1	1	*Physciaceae*	4	10
Graphidaceae	1	1	*Placynthiaceae*	1	1
Lecanoraceae	1	8	*Pleosporaceae*	1	1
Lecideaceae	1	1	*Ramalinaceae*	1	3
Lobariaceae	2	7	Lichen imperfecti	1	1
Всего			20	31	65

ТАБЛИЦА 3

Распределение неморальных реликтов лихенофлоры Байкальского заповедника по типам ареала

Тип ареала (число видов)	Виды лишайников
Мультирегиональный (32)	*Anisomeridium biforme,* Bacidia rubella,* Calicium lenticulare,* Candelaria concolor, Coccocarpia erytroxyli, Flavoparmelia caperata, Flavopunctelia soredica, Graphis scripta, Heterodermia speciosa, Lecanora albella,* L. allophana,* L. argentata, L. chlarotera,* Leptogium burnetiae, L. cyanescens, Lobaria retigera, Normandina pulchella, Ochrolechia pallescens,* O. parella,* Pannaria conoplea, Parmelina quercina, Pertusaria albescens, P. leioplaca,* P. pertusa, Phaeophyscia ciliata, Physconia detersa (?),* Pseudocyphyllaria scrobiculata (?)*, Punctelia subrudecta, Ramalina farinacea (?),* R. pollinaria, Rinodina archaea, Sclerophora nivea (?)**
Голарктический (6)	*Pertusaria amara, Phaeophyscia endococcina, P. kairamoi, P. nigricans,* Cetrelia olivetorum, Lecanora subrugosa*
Евразиатско-американский (4)	*Bacidia friesiana,* Calicium quercinum,* Phaeocalicium populneum,* Rinodina polyspora* (?)*
Евразиатский (2)	*Leptogium hildenbrandii, Ramalina sinensis*
Азиатский (2)	*Lobaria meridionalis, Sticta nylanderiana*
Восточноазиатский (6)	*Cetrelia braunsiana, Lecanora subrubra*, Lobaria isidiophora, L. isidiosa, L. orientalis,* Nephromopsis komarovii*
Евроамериканский (8)	*Bacidia beckhausii,* Biatora efflorenscens,* Dendriscocaulon umhausense, Lecanora intumescens,* Lecidea nylanderii,* Melaspilea gibberulosa,* Pertusaria trachythallina,* Physconia perisidiosa**
Европейский (3)	*Bacidia propinqua,* Pertusaria hemisphaerica,* Lecanora* cf. *sarcopidoides*(?)*
Азиатско-американо-африканский (1)	*Pyxina sorediata*
Евразиатско-австралийский (1)	*Pertusaria multipuncta*

Примечание. * — виды, для которых статус реликтовости предлагается автором; (?) — виды, которые с некоторым сомнением отнесены к реликтам.

других групп распространения к таким видам относятся *Cetrelia braunsiana*, *Lecanora intumescens*, *Lobaria isidiophora*, *L. isidiosa* и др.

По сравнению с Байкальским хребтом на Хамар-Дабане намного меньше эпифитных реликтов, перешедших к облигатному эпилитному образу жизни. В Байкальском заповеднике только 4 вида (*Coccocarpia erytroxyli, Normandina pulchella, Lobaria scrobiculata, Pyxina sorediata*) встречаются исключительно на склонах и валунах во влажных условиях, а *Nephromopsis komarovii* — на сухих кальцитовых скалах. В Байкальской Сибири виды *Leptogium burnetae* и *Pannaria conoplea* всегда произрастают на скалах (Макрый, 1990). В заповеднике на северном склоне Хамар-Дабана в долинах рек Аносовка и Выдриная эти виды встречаются в нижней части стволов тополей на старой, замшелой коре, в то время как на южном склоне (по остепненным участкам — «убурам») *Pannaria conoplea* произрастает на выходах карбонатных пород в условиях, сходных с условиями юго-восточной части Байкальского хребта. Другой неморальный реликт — *Heterodermia speciosa*, отмеченный в Байкальской Сибири (Макрый, 1990) исключительно как эпилит, — в Байкальском заповеднике встречается чаще как эпифит.

На переход от эпифитного к эпилитному образу жизни обращали внимание многие исследователи (Окснер, 1946; Седельникова, 1977; Голубкова, 1983; Макрый, 1990), объясняя его тем, что требовательные к теплу и влажности воздуха лишайники находят на замшелых скалах лучшие условия, чем на стволах деревьев. Как указывал А. Н. Окснер (1946), покрытые мхом скалы, прогреваемые значительно лучше деревьев (и дольше сохраняющие тепло благодаря большей теплоемкости. — *Г. У.*), могут создавать временами почти тепличную обстановку. По нашим наблюдениям, в условиях даже небольшой влажности воздуха каменистый субстрат конденсирует на своей поверхности количество влаги, достаточное для того, чтобы термомезофильные виды лишайников могли спокойно пережить холодные и сухие периоды.

Характеристика географического размещения и условий обитания неморальных реликтов лихенофлоры Байкальского заповедника

При анализе распространения лишайников на территории Байкальского заповедника нами были условно выделены 4 района. На северном макросклоне — это западный, центральный и восточный районы, совпадающие территориально с Выдринским, Юбилейным и Мишихинским лесничествами соответственно. Южная часть заповедника представлена одним районом, объединяющим территории Хамар-Дабанского и Таежного лесничеств.

Количественные характеристики распределения неморальных видов лишайников по типам растительных формаций (поясам) для всех районов представлены в табл. 4.

Среди указанных районов как в количественном отношении, так и по видовому составу заметно выделяется своей лихенофлорой западный район. В одной только долине р. Аносовка этого района отмечено более половины всех неморальных реликтов лихенофлоры заповедника (34 вида). Только в этом районе встречаются *Bacidia propinqua, Biatora euffiorescens, Dendriscocaulon umhausense, Lecanora allophana, Leptogium burnetiae, Lobaria orientalis, Pertusaria leioplaca, P. hemisphaerica, P. pertusa, Rinodina polyspora*. Особенностью западного района является то, что здесь в нижнем и среднем течениях рек Выдриная и Аносовка наиболее часты и обильны эпифитные виды лишайников с крупнолопастной и листоватой жизненными формами. В долинах этих рек отмечены все встречающиеся на территории заповедника виды родов *Lobaria* и *Leptogium*. Очень обилен в среднем и нижнем течениях рек Выдриная и Подосиновка в средневозрастных тополевых лесах *Leptogium hildenbrandii*. Причем обилие его возрастает в древостоях с невысокой сомкнутостью (0.4—0.6) при удалении от берега оз. Байкал с максимумом на расстоянии от 5 до 10 км. Ареал этого третичного неморального реликта состоит из двух разделенных тысячами километров участков — юго-запада Европы и юго-востока Азии. Произрастание в Байкальском заповеднике этого вида, редкого даже для Приморья (Скирина, Княжева, 1985; Скирина, 1987), с довольно большим обилием (проективное покрытие на стволе до 30 %, частота встречаемости

ТАБЛИЦА 4

Количественное распределение видов реликтовых неморальных лишайников по типам растительных сообществ

Растительные сообщества	Районы			
	западный	центральный	восточный	южный
Черневые и тополевые леса	38	25	21	11
Горно-таежные темнохвойные леса	8	6	5	5
Светлохвойные леса	—	—	—	4
Субальпийские растительные сообщества	4	4	4	0
Альпийские растительные сообщества	2	0	2	2

около 50 %) обусловлено тем, что местообитания в низовьях р. Выдриная приближены к влажным приморским (океаническим) местообитаниям. Растительные формации этих участков представлены тополевыми высокотравными, папоротниковыми и разнотравными лесами и смешанными пихтово-кедрово-елово-березово-тополевыми лесами с обильным подлеском из рябины, черемухи, ольхи, ивы. Для этой части заповедника характерны наибольшее количество осадков (до 1000 мм в год на побережье) и постоянно высокая влажность воздуха в течение всего года. Избыточным увлажнением, как отмечено выше, мы объясняем отсутствие в древостоях этого района осины, столь характерной для черневой тайги. В остальных районах осина с разным обилием присутствует в древостоях. Но если в центральном районе северного макросклона хребта в пределах заповедника осина произрастает только на прибайкальских террасах на удалении до 5 км от берега, то на территории восточного района заповедника осина постоянно присутствует в нижнем течении р. Мишихи, а выше по течению в кедрово-березовых лесах часто встречаются ее крупноствольные (до 60 см в диам.) экземпляры.

В верхнегорнолесном поясе и выше — в субальпийском — реликтовые неморальные виды лишайников приурочены к пихтовым парковым лесам (впрочем, такая закономерность наблюдается во всех районах заповедника). Только в отличие от среднегорных пихтовых и долинных тополевых лесов для реликтовых неморальных групп лишайников, отмеченных здесь, характерна бóльшая видовая специфичность.

Для восточного района характерно наименьшее количество осадков — по нашим наблюдениям, их здесь выпадает в полтора (!) раза меньше, чем в западном районе. На берегу оз. Байкал в низовьях р. Мишиха развиты остепненные луга, составляющие отличительную черту района. Для тополевых лесов долины р. Мишиха характерны низкотравные и грушанковые леса. В нижнем течении и в верховьях р. Мишиха произрастает лиственница — показатель более сухих условий, которая совершенно отсутствует в центральном и западном районах.

Для лихенофлоры этого района отмечено не только наименьшее количество неморальных реликтов как листоватых, так и накипных форм, но и наименьшая специфичность. Только в этом районе обнаружены виды *Bacidia beckhausii, Candelaria concolor, Lecanora intumescens, Lecidea nylanderi, Melaspilea gibberulosa, Punctelia subrudecta*. Для этого района прослеживается общая закономерность в распределении реликтовых видов лишайников — они имеют наибольшее распространение в верхней части нижнего течения р. Мишиха и нижней части ее среднего течения. Например, виды рода *Pertusaria* основное обилие проявляют в нижнем течении р. Мишиха, не приближаясь к берегу оз. Байкал более чем на 3—5 км и поднимаясь вверх по течению примерно до 15 км (последняя находка видов рода *Pertusaria* — в 18 км от устья). Такое поведение пертузарий мы объясняем тремя причинами: 1) характером распространения по долине реки древесных пород, к которым приурочены данные виды (тополь, рябина, пихта); 2) более низкими показателями количества осадков и относительной влажности воздуха; 3) охлаждающим действием Байкала. Так, тополевые, тополево-пихтовые и пихтовые разнотравные леса с подлеском из рябины, ольхи и черемухи простираются на 20—25 км вверх по долине р. Мишихи. Влажность воздуха и количество осадков минимальны в прибрежной полосе, достигают максимума в 12—15 км от берега, а затем заметно снижаются на удалении 20 км от устья. В пределах этой зоны (от 5 до 20 км) распространяются и пихтово-кедровые с тополем и березой разнотравные, высокотравные и папоротниковые леса. Выше по долине эти леса замещаются кедровыми и сосново-кедровыми, елово-кедровыми и еловыми бруснично-зеленомошными и беломошными лесами (т. е. более ксерофитными). Охлаждающее действие оз. Байкал на побережье, по нашим наблюдениям, максимально проявляется на расстоянии до 3 км, снижаясь до минимума на расстоянии примерно 5 км. Подобным образом ведет себя большинство неморальных реликтовых видов лишайников заповедника.

Центральный район заповедника также имеет специфичные черты в реликтовой лихенофлоре. Ему свойственно 7 видов, не обнаруженных на остальной территории

заповедника: *Coccocarpia erytroxyli, Lecanora subrubra, L. subrugosa, Normandina pulchella, Ochrolechia pallescens, Parmelina quercina, Pertusaria albescens.* Виды *C. erytroxyli, N. pulchella* и *P. quercina* обнаружены только в верховьях Немского ключа около Черного озера, одного из крупнейших и глубочайших озер заповедника. На берегах этого озера (на высоте около 1000 м над ур. м.) сохранилась изолированная популяция тополя душистого (ближайшие тополевые леса находятся на высотах 700—800 м над ур. м. в 5—6 км ниже по течению Немского ключа). Замкнутая котловина вокруг достаточно большого водоема с влажным климатом является своеобразным хранилищем для мезофильных реликтов широколиственных лесов.

Данный район еще недостаточно хорошо изучен в отношении неморальных реликтов, но присутствие многих видов, редких не только для Байкальской Сибири, говорит о высоком потенциале территории.

Южный район по растительно-климатическим условиям заметно отличается от северных районов и характеризуется резко континентальным климатом в стреднегорнолесном поясе и умеренно континентальным, местами умеренно влажным климатом в верхнегорнолесном поясе. Территория южного макросклона Хамар-Дабана в целом находится под влиянием аридных условий степного Забайкалья. Растительность представлена здесь кедровыми бруснично-зеленомошными, бруснично-черничными и беломошными лесами в верхней части лесного пояса и светлохвойными лиственничными, сосново-литвенничными рододендроновыми бруснично-зеленомошными и брусничными лесами, а также производными березовыми лесами на местах сгоревших лиственнично-сосновых лесов в нижней части лесного пояса.

Суровые условия накладывают отпечаток на лихенофлору данного района — здесь обнаружено всего 19 неморальных реликтов, причем более половины из них в отличие от северного склона встречается только на каменистом субстрате (*Cetrelia braunsiana, C. olivetorum, Lobaria isidiosa, L. retigera, Pannaria conoplea* и др.). Специфичных видов для данного района всего пять, из них *Lobaria scrobiculata* и *Pyxina sorediata* обитают только на камнях, *Physconia perisidiosa* и *Ramalina sinensis* приурочены к лиственным породам (тополь, ива, рябина), а *Ramalina farinaceae* является единственным неморальным реликтом, встречающимся на лиственнице сибирской в светлохвойных лесах. Основные находки эпифитных реликтовых видов на южном склоне приурочены к темнохвойным кедрово-еловым либо тополевым долинным лесам.

Экологические особенности поведения неморальных реликтовых видов лишайников особенно ярко проявляются в связи с субстратно-экотопическими условиями их обитания. Как видно из данных табл. 1, находки более 90 % видов приурочены к лиственным породам. Наибольшее количество реликтов отмечено на тополе душистом *Populus suaveolens* Fish. (41 вид), на втором месте по количеству видов рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl. (23 вида), почти столько же встречается на пихте сибирской *Abies sibirica* Ledeb. (22 вида). Таким образом, с породами, являющимися основными представителями черневой тайги Южнобайкальского рефугиума, связано и максимальное разнообразие реликтовых неморальных лишайников. Как и следовало ожидать, большая доля неморальных реликтов (21 вид) отмечена на каменистом субстрате. Наименьшее число находок связано с основными лесообразующими породами светлохвойной тайги сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (3 вида) и лиственницей сибирской *Larix sibirica* Ledeb. (1 вид).

Заключение

Полученные данные о реликтовых неморальных видах лишайников Байкальского заповедника согласуются с выводами других исследователей флоры и растительности Прибайкалья о существовании на территории Южного Прибайкалья рефугиума третичной неморальной флоры. Современные климат и фитоценотические условия района оказываются, вероятно, вполне подходящими для существования реликтов мезофильного склада.

Большинство реликтовых видов лишайников относится к 6 семействам (*Bacidiaceae, Lecanoraceae, Lobariaceae, Parmeliaceae, Pertusariaceae, Physciaceae*), которые составляют ядро реликтовой неморальной лихенофлоры Байкальского заповедника.

Основное число неморальных реликтов приурочено преимущественно к черневым пихтовым и к тополевым долинным лесам северного склона Хамар-Дабана, которые по своим экологическим условиям наиболее близки к мезофитным широколиственным и хвойно-широколиственным лесам третичного периода.

Наиболее богаты реликтовыми неморальными лишайниками долины рек Аносовка и Выдриная с некоторыми океаническими чертами климата.

Дальнейшие исследования выявят еще ряд новых реликтов в лихенофлоре Байкальского заповедника и Южного Прибайкалья и позволят уточнить представления об истории формирования не только лихенофлоры, но и всей флоры и растительности Южного Прибайкалья.

В заключение хочется выразить признательность Н. С. Голубковой и сотрудникам отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН за поддержку нашей работы. Особенно признателен автор своей супруге И. Н. Урбанавичене за терпение и труд, обработку коллекций и определение видового состава лишайников.

Работа выполнена при поддержке Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов В. И., Смирнов М. Н. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая // Тр. Пермск. биол. н.-и. ин-та. Пермь, 1931. Т. 4. Вып. 1—2. 96 с.

Бардунов Л. В. Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья // Научные чтения памяти М. Г. Попова. Чт. 5. Иркутск, 1963. С. 48—82.

Будаева С. Э. Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск, 1989. 105 с.

Водопьянова Н. В. Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1970. № 5. Вып. 1. С. 56—59.

Водопьянова Н. В. Основные лишайниковые группировки Горной Шории // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 119—127.

Вульф Е. В. К вопросу о реликтовой флоре // Сов. ботаника. 1937. № 2. С. 9—18.

Вульф Е. В. Понятие о реликте в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1941. Т. 1. С. 28—60.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 247 с.

Гроссет Г. Э. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеографией плейстоцена и голоцена // Бюл. МОИП Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 3. С. 94—109.

Гудошников С. В. Познание природы черневой тайги на основе анализа ее бриофлоры // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 11—19.

Епова Н. А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те. 1956. Т. 16. Вып. 1-4. С. 25-61.

Епова Н. А. Опыт дробного геоботанического районирования Хамар-Дабана // Пробл. бот. М.—Л., 1960а. Т. 5. С. 47—61.

Епова Н. А. К истории растительности Хамар-Дабана // Научные чтения памяти М. Г. Попова. Чт. 1, 2. Новосибирск, 1960б. С. 45—66.

Епова Н. А. К характеристике пихтовой тайги Хамар-Дабана // Тр. Бурят. комплексного н.-и. ин-та СО АН СССР. 1961. Вып. 4. С. 141—163.

Епова Н. А. К характеристике тополевых лесов юго-восточного побережья озера Байкал // Изв.Вост.-Сиб. отд. ВГО СССР. 1962. Т. 60. С. 39—55.

Иванова М. М. Состав, особенности и некоторые аспекты генезиса высокогорной флоры Хамар-Дабана (Южное Прибайкалье) // Научные чтения памяти М. Г. Попова. Чт. 9. 1967 С. 49—70.

Иванова М. М. Количественная характеристика высокогорной флоры Хамар-Дабана (Южное Прибайкалье) // Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. гос. ун-те. 1969. Т. 23 Вып. 3. С. 115—129.

Киселева А. А. Неморальные реликты во флоре южного побережья озера Байкал // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1647—1656.

Крапивкина Э. Д. Черневая тайга Кузнецкого Алатау и Горной Шории — уникальный рефугиум третичных неморальных реликтов в Сибири // Природа Кузбасса. Новокузнецк, 1973а. С. 93—103.

Крапивкина Э. Д. К изучению третичных реликтов черневой тайги Кузнецкого Алатау // Изв. Томск. отд. ВБО. 1973б. Т. 6. С. 80—84.

Куминова А. В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Изв. Вост. ФАН СССР. 1957. № 2. С. 104—108.

Куминова А. В. Характерные черты Алае-Саянской геоботанической области // Изв. Томск. отд. ВБО. 1973. Т. 6. С. 23—34.

Лавренко Е. М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. русск. бот. о-ва. 1930. Т. 15. № 4. С. 351—363.

Лазаренко А. С. Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока // Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. Л., 1939. С. 516—541.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.

Мартусова Е. Г. Растительность Байкальского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 16 с.

Окснер А. Н. Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1946. Вып. 2. С. 475—490.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. 281 с.

Поликарпов Н. В., Назимова Д. И. Темнохвойные леса северной части Западного Саяна // Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. 1963. Т. 57. С. 103—147.

Положий А. В. О значении и методах изучения истории флоры // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1965. № 8. Вып. 2. С. 3—9.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

Поляков П. П. Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и Западной Предсалаирской полосы // Тр. СОПС АН СССР. Сер. сиб. Вып. 13. 1934. Ч. 1. С. 1—64.

Рассадина К. А. Материалы к флоре лишайников Алтая // Тр. БИН АН СССР. 1940. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 4. С. 295—321.

Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Сов. ботаника. 1940. № 2. С. 48—64.

Седельникова Н. В. Реликты в лихенофлоре Горной Шории (Кузнецкое нагорье) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 363—370.

Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.

Седельникова Н. В. Новые и редкие для лихенофлоры Сибири виды лишайников с Алтая // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 77—86.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск, 1990. 175 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 33 с.

Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня: Препринт / Тихоокеанский ин-т географии. Владивосток, 1985. 38 с.

Скирина И. Ф. Лишайники западных склонов среднего Сихотэ-Алиня: Препринт / Тихоокеанский ин-т географии. Владивосток, 1987. 24 с.

Сочава В. Б. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. Пояснит. текст к «Геоботанической карте СССР». М.—Л., 1956. С. 139—216.

Байкальский государственный заповедник
пос. Танхой

Получено 6 XII 1996

SUMMARY

Literature data and the author's results of field investigations of lichen flora in the Baikal Reserve (Southern Pribaikalje, Khamar-Daban range) are summarized. The list of lichen nemorose relicts inculudes 65 species. Geographical review shows a predominance of multiregional species. Herb-fern fir forests and poplar forests grown on the northern macroslope of the range are characterized by the highest species diversity and abundance of the relicts.

УДК 581.5 : 581.9 (22) (268.52) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© В. Б. Куваев, О. М. Афонина, М. П. Журбенко, М. В. Мельников, Ф. А. Романенко

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОСТРОВА РУССКОГО (АРХИПЕЛАГ НОРДЕНШЕЛЬДА, КАРСКОЕ МОРЕ)

V. B. KUVAEV, O. M. AFONINA, M. P. ZHURBENKO, M. V. MELNIKOV, F. A. ROMANENKO. THE PLANT COVER OF THE RUSSKI ISLAND (THE KARA SEA, NORDENSKJØLD'S ARCHIPELAGO)

Не исследовавшийся ранее ботаниками о-в Русский — останец в Карском море, сложенный протерозойскими метаморфическими породами. Растительный покров его очень беден вследствие суровости и высокой океаничности климата. Во флоре выявлено 4 вида морских водорослей, 24 — лишайников, 36 — мохообразных, 19 — сосудистых растений, однако их сборы недостаточно репрезентативны. В растительности господствуют полярные пустыни и высокоарктические тундры. По характеру растительного покрова остров относится к зоне полярных пустынь и располагается на ее южном пределе.

С 15 VII по 17 VIII 1993 г. Ф. А. Романенко и М. В. Мельников работали на о-ве Русском в составе отряда Арктической экспедиции Института проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) РАН, организованной акад. Е. Е. Сыроечковским. Цель посещения острова — подготовка проекта Большого арктического заповедника. Романенко вел наблюдения по геоморфологии и почвогрунтам, Мельников — ботанические наблюдения и гербаризацию. Обработку данных по сосудистым растениям и растительности осуществил В. Б. Куваев, по мохообразным — О. М. Афонина, по лишайникам — М. П. Журбенко. Немногочисленные образцы красных водорослей обработаны К. Л. Виноградовой, бурых — Ю. Е. Петровым. Авторы сознают неполноту полученных данных, но, поскольку остров ранее практически не исследовался, находят целесообразным их опубликование.

Остров Русский (архипелаг Норденшельда) расположен в 115 км от побережья Таймыра, между 76 ° 55 ′ и 77 ° 10 ′ с. ш. (рис. 1). Его длина 38 км, ширина до 15 км, площадь 309 км², высота над уровнем моря до 39 м (Атлас..., 1985).

Офицеры Великой северной экспедиции Х. П. Лаптев и Н. Чекин в 1740—1741 гг. нанесли остров на карту как участок материкового берега (Троицкий, 1975). Весной 1901 г. старший офицер Русской полярной экспедиции Ф. А. Матисен закартировал здесь несколько небольших островков, дав им название «о-ва Русские». В 1932 г. Таймырская экспедиция А. М. Лаврова установила, что «острова Русские» есть один большой остров; ему было присвоено название Русский (Попов, Троицкий, 1972). Экспедиция 1935 г на ледоколе «Седов» построила на острове полярную станцию, работающую и по сей день.

Климат острова очень суров; он формируется летом под воздействием влажных морских воздушных масс с запада, зимой за счет выноса сухого и холодного континентального воздуха из Центральной Сибири (Справочник..., 1967—1969). Средняя годовая температура воздуха составляет –14.3 °С; самого теплого месяца (июль) — 1.2° (в 1988—1993 гг. колебалась от 0.1 до 1.8°); число дней со среднесуточной температурой выше 0° — 62; выше 5° — 0.9; годовая сумма осадков — 289 мм; сумма осадков теплого периода (июль—август) — 86 мм; снежный покров устанавливается в среднем 18 сентября, сходит 30 июня; средняя наибольшая высота снежного покрова — 41 см. Летом преобладают ветры преимущественно северных направлений, среднемесячная скорость ветра — 5.5—6 м/с. Устойчивого безморозного периода нет — каждый летний день возможны понижение температуры ниже 0° и снегопады. Сумма осадков за летние месяцы изменяется от 20 до 100 мм. В 1993 г. лето было теплее нормы, снег сошел полностью к 25 июня. В 1992 г. лед вокруг острова не взламывался на всем видимом пространстве. В 1993 г. море полностью очистилось ото льда к концу июня, но в лагунах и бухтах лед сохранялся до начала августа.

Остров сложен метаморфическими сланцами и песчаниками раннего—среднего протерозоя (Погребицкий, 1970), перекрытыми маломощными (до 2 м) элювиально-делювиальными суглинками со значительной долей (до 50 %) щебня, дресвы и с

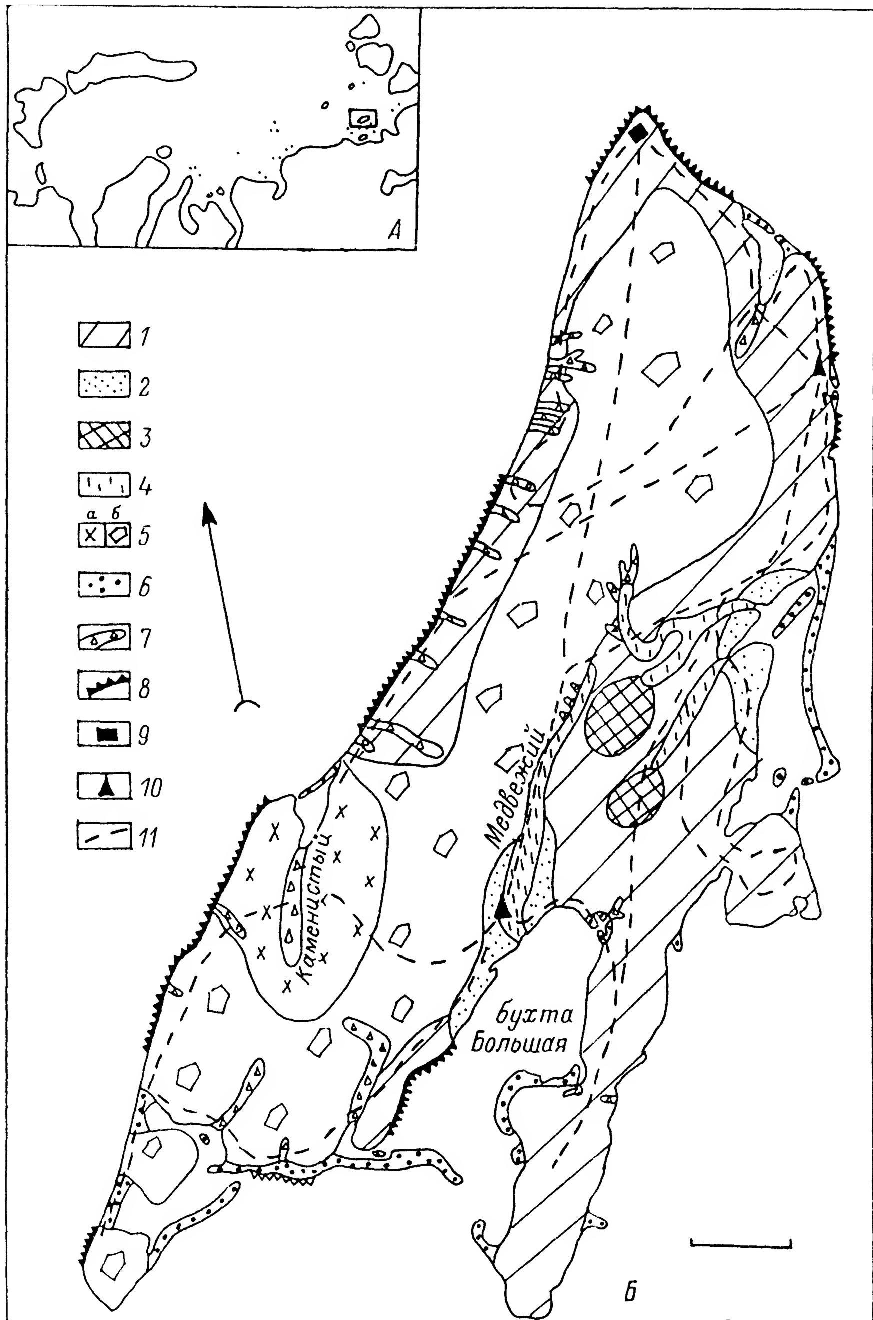


Рис. 1. Местонахождение (*А*) и ландшафтно-ботаническая схема (*Б*) о-ва Русского.

Высокоарктические тундры: *1* — субгоризонтальные поверхности с высотой 33—38, 17—26, 9—14 м над. ур. м. и их склоны с ОПП растительности 20(30)—90(100) %: лишайники (*Thamnolia vermicularis* s. l., *Flavocetraria cucullata, Dactylina arctica*); мхи (*Aulacomnium turgidum, Racomitrium lanuginosum, Sanionia uncinata*); *Phippsia algida; Alopecurus alpinus*. *2* — песчаные морские террасы с высотой 2—5 м над. ур. м. и ОПП мхов и злаков до 80—100 %. *3* — округлые сильно увлажненные понижения с тундрово-болотной мохово-осоковой растительностью (ОПП — 90—100 %). *4* — долины малых рек и ложбины стока с песчаными террасами с мохово-злаковой растительностью (ОПП — 90—100 %). **Полярные пустыни**: *5* — субгоризонтальные поверхности с высотами 33—38, 17—26, 9—14 м над. ур. м. и их склоны: *а* — практически безжизненные; *б* — с единичными куртинами *Racomitrium lanuginosum* (ОПП — до 20(30) %). *6* — галечные поверхности до 3 м над. ур. м. без растительного покрова. *7* — долины ручьев и ложбины стока с щебнистыми днищами без растительного покрова. *8* — обрывы, сложенные коренными породами. *9* — полярная станция «Остров Русский». *10* — полевые лагери Арктической экспедиции 1993 г. *11* — основные маршруты Арктической экспедиции 1993 г. Масштабная линейка — 3 км.

эрратическими валунами, преимущественно гранитными. Пласт суглинков включает шлиры и линзы подземных льдов мощностью до 15 см и протяженностью до 3—4 м.

Остров представляет собой останец в виде куполообразной возвышенности с более коротким и крутым западным макросклоном и длинным и пологим — восточным. Плоская вершинная поверхность располагается на высотах 33—38 м над ур. м. и нарушается лишь бессточными западинами глубиной до 1—2 м и до 1 км в диам. На востоке наблюдается уступ высотой до 7—8 м, имеющий структурное происхождение и расчлененный оврагами — верховьями ручья Медвежьего. Вершинная поверхность полого снижается к морю, к ней примыкают субгоризонтальные поверхности с высотами 17—26 и 9—14 м над ур. м. Облик этих террас одинаков — это плоские, как стол, участки. Значительную площадь занимают очень пологие (1—2°) склоны. Озер на острове нет, только лужи до 10 м в диам. и до 0.5 м глубиной; на днищах более глубоких котловин встречаются мелкие водоемы с постоянно меняющимися очертаниями и замшелым дном.

Западный берег, сложенный сланцами, обрывист и практически прямолинеен. Высота обрывов до 7—8 м, они большей частью заняты снежниками до конца июля—начала августа. Восточный берег более низменный, осложнен галечными косами, отделяющими от моря многочисленные лагуны до 3 м глубиной. На восточном берегу наблюдаются обсыхающие эрозионно-термокарстовые понижения с остаточными озерцами.

Эрозионная сеть состоит из сухих ложбин стока шириной 20—50 м с пологими склонами и плоским днищем, вымощенным щебнем и глыбами сланцев, гранита, кварца. Единственный крупный водоток на острове — ручей Медвежий, имеющий хорошо выраженную долину до 1 км шир. и надпойменную террасу. В августе он практически пересыхает, питаясь небольшим количеством воды из снежников. Параллельно ему на западе протекает ручей Каменистый (рис. 1).

Бóльшая часть острова имеет медальонный микрорельеф. Поверхность сухих пятен разбита трещинами усыхания. Формирование фрагментов почв (Богатырев, 1953) идет только по трещинным понижениям под лишайниково-моховым покровом, т. е. зачаточные почвы образуют сеть между полигонами из грунта, почти не затронутого почвообразованием. Значительная часть острова вообще лишена почвенно-растительного покрова. В теплые годы грунт протаивает на 40—45 см; исключение — песчаные морские террасы, где протаивание может превышать 60 см. В местах с более благоприятным микроклиматом (ручей Медвежий и т. п.) обычен бугорковый и кочкарный микрорельеф. Наиболее интенсивно изменяет современный рельеф абразия. Склоновые процессы и эрозия из-за небольшого количества осадков мало интенсивны; дефляция затруднена из-за плотности грунтов.

Флора

Даты сборов не указываются, так как все они сделаны в очень близкие сроки (15 VII—17 VIII 1993 г.).

Phaeophyta

Laminaria saccharina (L.) Lamour. Обычный вид. Выбросы обильны в полосе прибоя на юго-восточном берегу. Здесь могут вестись промышленные заготовки ламинарии.

L. solidungula J. Agardh. По-видимому, встречается реже, чем предыдущий вид.

Rhodophyta

Phycodrys rubens (L.) Batt. Обычен в полосе прибоя.

Coccotylus truncatus (Pall.) Wynne et Heine. Обычен в полосе прибоя.

Lichenes

Коллекционирование лишайников велось без участия лихенолога. Собирали преимущественно кустистые и листовые формы. Таксоны расположены в основном по схеме классификации, принятой в «Определителе...» (1971—1978, 5; 4); они даются с учетом последних номенклатурных изменений (Santesson, 1993).

Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain. Арктоальпийский.

Collema cfr. *ceraniscum* Nyl. Арктический.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. Арктобореальный.

P. canina (L.) Willd. Арктобореально-неморальный.

Solorina crocea (L.) Ach. Арктоальпийский.

Stereocaulon rivulorum H. Magn. Арктобореальный. Гербаризирован 1 образец. Не исключено, что на острове есть и другие виды *Stereocaulon.*

Cladonia coccifera (L.) Willd. s. l. Арктобореальный.

C. pocillum (Ach.) Grognot. Арктобореально-неморальный.

C. stricta (Nyl.) Nyl. (*C. lepidota* var. *stricta* (Nyl.) DR). Арктобореальный.

Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. s. l. Арктоальпийский. На острове самый обильный вид, встречающийся повсеместно. Собранный материал относится к var. *subuliformis* Ehrh. (*T. subuliformis* (Ehrh.) W. Gulb.).

Parmelia omphalodes (L.) Willd. Арктоальпийский.

Arctocetraria andrejevii (Oksner) Kärnef. et Thell. (*Cetraria andrejevii* Oksner). Арктический.

Flavocetraria cucullata (Bell.) Kärnef. et Thell. (*C. cucullata* (Dell.) Ach.). Арктобореальный.

Cetrariella delisei (Schaer.) Kärnef. et Thell. (*C. delisei* (Schaer.) Nyl.). Голарктический.

Cetrariella fastigiata (Del. ex Nyl. in Norrl.) Kärnef. et Thell. (*C. fastigiata* (Del. ex Nyl. in Norrl.) Kärnef.).

Cetraria islandica (L.) Ach. Арктобореально-неморальный.

Arctocetraria nigricascens (Nyl.) Kärnef. et Thell. (*C. nigricascens* (Nyl. in Kihlm.) Elenkin, *C. elenkinii* Krog). Арктический.

Cetraria aculeata (Schreb.) Fr. (*Coelocaulon aculeatum* (Schreb.) Link). Арктобореальный.

Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnef. (*Cornicularia divergens* Ach.). Арктоальпийский.

Alectoria nigricans (Ach.) Nyl. Арктоальпийский.

Dactylina arctica (M. J. Rich.) Nyl. Арктоальпийский.

D. ramulosa (Hook.) Tuck. (*Duforea ramulosa* (Hook.) Nyl.). Арктический.

Arthrorhaphis sp.

Candellariella sp.

Всего собрано 24 вида лишайников. Из-за сборов преимущественно кустистых и листоватых форм коллекция непрезентативна по отношению к лихенофлоре острова. В коллекции преобладают виды арктоальпийские (*Solorina crocea, Thamnolia vermicularis* s. l. и др.) и (преимущественно) арктические (*Arctocetraria nigricascens* и др.), которые в сумме составляют более 50 % от всех собранных видов. Менее представлены виды арктобореальные (*Flavocetraria cucullata*) и арктобореально-неморальные (*Cetraria islandica*).

Bryophyta

Названия таксонов даны по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992), характеристика геоэлементов и типов ареалов — по сводке Р. Н. Шлякова (1961).

Anthelia juratzkana (Limpr.) Trev. Распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. На острове встречается часто, в сырых местах образует крупные дернины (до нескольких метров в диам.).

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. var. *fragile* (Bryhn) Long (*Polytrichum alpinum* Hedw. var. *fragile* (Bryhn) Nyh.). Распространенный арктический сибирско-американский таксон. Собран 1 раз (в примеси к другим мхам встречается изредка по всему острову).

Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe. Арктоальпийский циркумполярный вид. Широко распространен в Арктике. По всему острову дернинами.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. Космополит. Собран несколько раз.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. Широко распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. Собран на северном берегу.

Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb. Распространенный арктоальпийский вид. Собран 1 раз. На других арктических островах один из самых активных видов. Образует плотные полусферические довольно крупные подушки.

Kiaeria glacialis (Berggr.) Hag. Довольно распространенный арктический циркумполярный вид. На острове сравнительно редок.

Tortella arctica (H. Arnell) Crundw. et Nyh. (*T. tortuosa* var. *arctica* (H. Arnell) Broth.). Довольно распространенный арктоальпийский азиатско-американский вид. Собран 1 раз на северном берегу в дернинке с *Ditrichum flexicaule*.

Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen. Широко распространенный биполярный вид. Собран 1 раз.

Schistidium andreaeopsis (C. Müll.) Laz. (*Grimmia andreaeopsis* C. Müll.). Довольно редкий арктический, преимущественно азиатско-американский вид. Собран дважды на севере острова.

Racomitrium ericoides (Web. ex Brid.) Brid. (*R. canescens* var. *ericoides* (Web. ex Brid.) Hampe). Арктоальпийский циркумполярный вид. На острове встречается нечасто.

R. lanuginosum (Hedw.) Brid. Широко распространенный арктоальпийский вид. Нередко образует чистые куртинки. Встречается и среди других мхов.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. Широко распространенный бореальный, заходящий далеко в Арктику, циркумполярный вид. Собран 1 раз с *Campylium zemliae*.

P. drummondii (C. Müll.) Andrews. Бореальный циркумполярный вид, спорадически встречающийся в Арктике. Собран 1 раз в дернинке с *Racomitrium ericoides, R. lanuginosum* и *Campylium zemliae*.

P. filum (Schimp.) Mart. (*P. drummondii* var. *gracilis*. (Bruch et Schimp. in B. S. G.) Podp.). Бореальный циркумполярный вид, довольно редкий в Арктике. Собран 1 раз с *Campylium zemliae, Pohlia cruda, Philonotis fontana*.

Bryum cyclophyllum (Schwaegr.) Bruch et Schimp. in B. S. G. (*B. cryophilum* O. Mart., *B. tortifolium* Funck ex Brid.). Распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. На переувлажненных местах, в чистых дернинах или с другими мхами (*Campylium zemliae* и др.).

B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gartn. et al. Широко распространенный бореальный циркумполярный вид, далеко заходящий в Арктику. Собран 1 раз в дернинке с *Aulacomnium turgidum*.

B. rutilans Brid. Распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. На острове встречается нечасто; на переувлажненных местах.

B. subneodamense Kindb. (*B. neodamense* var. *ovatum* Lindb. et H. Arnell). Арктоальпийский циркумполярный вид. Собран 1 раз вместе с *B. rutilans*.

B. teres Lindb. Арктический циркумполярный вид. Собран 1 раз с *Polytrichastrum alpinum* и *Pohlia* sp.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop. (*Mnium rugicum* Laur.). Широко распространенный бореальный циркумполярный вид, далеко заходящий в Арктику. Собран 1 раз в дернинке с *Philonotis fontata* и *Calliergon giganteum*.

Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. Широко распространенный аркто-альпийский циркумполярный вид. На острове встречается часто с *Sanionia uncinata, Cirriphyllum cirrosum* и др. Доминант мохового покрова.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. Бореальный циркумполярный вид, заходящий в Арктику. На острове обычен в переувлажненных местах, чистыми дернинками, но чаще — с *Orthothecium chryseon* и др.

Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens. Широко распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. Собран 1 раз в дернинке *Schistidium andreaeopsis.*

C. zemliae C. Jens. Арктический циркумполярный вид. На острове один из самых обычных мхов, образующий на сырых участках чистые дернины, часто как примесь к *Bryum cyclophyllum, Sanionia uncinata* и др.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske (*Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.). Широко распространенный бореальный циркумполярный вид. На острове один из самых обычных мхов, растет чистыми дернинками и вместе с другими видами.

Hygrohypnum polare (Lindb.) Loeske. Бореальный циркумполярный вид, далеко заходящий в Арктику. Собран 1 раз в дернинке с *Campylium zemliae, Philonotis fontana, Pohlia* sp.

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. Бореальный циркумполярный вид, далеко заходящий в Арктику. Собран 2 раза: в переувлажненном месте с *Philonotis fontana* и в дернинке *Tomentypnum nitens.*

Sarmentypnum sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop. (*Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb.). Широко распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. Растет по сырым местам, примесь к *Campylium zemliae, Philonotis fontana, Aulacomnium turgidum.*

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske. Широко распространенный гипоарктический циркумполярный вид. Образует обширные дернины (cum) в переувлажненных местах.

Brachythecium udum (Hag.) Hag. (*B. mildeanum* var. *udum* (Hag.) Moenk.). Арктический циркумполярный вид. Собран 1 раз на переувлажненном участке в дернинке с *Sanionia uncinata* и *Bryum cyclophyllum.*

Cirriphyllum cirrosum (Schwaegr. in Schultes) Grout. Арктоальпийский циркумполярный вид. Собран 2 раза: в чистой дернинке и с *Racomitrium ericoides.*

Orthothecium chryseon (Schwaegr. ex Schultes) Schimp. in B. S. G. Довольно распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. На острове встречается часто как примесь к другим мхам (*Bryum cyclophyllum, Sanionia uncinata, Tomentypnum nitens*) и почти чистыми дернинками.

O. strictum Lor. Арктоальпийский циркумполярный вид. Собран 1 раз в дернинке *O. chryseon* и *Bryum cyclophyllum.*

Hypnum bambergeri Schimp. Довольно распространенный арктоальпийский циркумполярный вид. Собран 1 раз с *Ditrichum flexicaule, Tortella arctica* и др.

H. holmenii Ando. Арктоальпийский циркумполярный вид. Собран 1 раз.

Определенная коллекция содержит 35 видов листостебельных мхов и 1 печеночник; сфагновых мхов нет. Преобладают арктоальпийские виды — 18 (50 % от общей численности). Бореальный элемент представлен в коллекции 9 видами, арктический — 6, гипоарктический, космополитный и биполярный — 1 видом каждый. По типу ареалов преобладают циркумполярные виды (29); характерно участие 3 азиатско-американских видов. Все приведенные данные из-за неполноты коллекции сугубо предварительны.

Magnoliophyta

В предлагаемом списке роды расположены по системе А. Энглера.

Alopecurus alpinus Sm. (Альпийско-) арктический циркумполярный, на острове редкий вид, приуроченный к местам раннего схода снега. Зацветает поздно (бутони-

зирует с 1 VIII, начало цветения 8 VIII); цветущие экз. отмечены в 4 местах (север, восток, центр, юг острова). Собрано 3 образца.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. Циркумполярный высокоарктический вид. На острове растет редко. Фенофазы еще более поздние, чем у предыдущего вида. Собран 2 раза.

Dupontia fisheri R. Br. subsp. *psilosantha* Hult. Арктический циркумполярный вид. 7 VIII собран единственный образец, пл.

Puccinellia tenella (Lge.) Holmb. Циркумполярное растение арктических литоралей. Наш сбор (15 VIII, пл.) — также на берегу моря. Нижние цветочные чешуи голые, пыльники 0.6—0.7 мм дл.

Carex bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve. Гольцово-арктический евразийский вид. Образует травостои арктических болот по днищам аласовидных понижений на востоке острова; также в других сообществах; вег. Не загербаризирован.

Luzula tolmatchevii Kuv. Растение островов Полярного бассейна (высокоарктический западносибирско-европейский вид); сборы 6, 7 VIII (пл.), несколько уклоняются от типа. Только восточное побережье острова.

Salix polaris Wahlenb. Альпийско-арктический аляскинско-евразиатский вид. Собран 1 раз Е. Е. Сыроечковским-младшим на юге острова (редкие вкрапления в куртинах мхов). Женский образец с густым опушением завязей; прицветочные чешуи бледные.

Stellaria edwardsii R. Br. Высокоарктический циркумполярный вид. На острове встречается рассеянно. 3 сбора, все вег.

Cerastium beringianum Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. Арктический аляскинско-азиатский подвид. Крайне редко, почти исключительно в центре (24 VII); единичная находка на севере. Цв.

C. regelii Ostenf. Циркумполярный вид. В отличие от о-ва Сибирякова, где очень редок (Куваев и др., 1994а), на о-ве Русском довольно обычен, особенно на севере (высокоарктический!). Растет в дернинах мхов и чистыми куртинами, вег.

Ranunculus nivalis L. Арктический циркумполярный вид. Единственный представитель лютиковых, столь характерных для более умеренной Арктики. Обычен на юге острова. Отмечен в средней части восточного берега. 29 VII, цв.

Papaver polare (Tolm.) Perf. Высокоарктический циркумполярный вид. Одно из немногих сосудистых растений, обильное по всему острову, особенно в средней части западного берега. Цветение растянуто, чаще вег.

Cochlearia groenlandica L. Арктический циркумполярный вид. Встречается по всему острову, рассеянно. Зацветает в начале августа (бут. 6 VIII).

Draba subcapitata Simm. aff. Арктический циркумполярный вид. Листья 1—2.5 мм шир., сверху и особенно снизу с простыми и ветвистыми волосками. 1 находка в центре острова, 25 VII (вег.).

Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky. Камнеломка — род, самый богатый видами среди сосудистых растений на о-ве Русском. *S. arctolitoralis* описан сравнительно недавно (в 1981 г.), считался эндемиком Чукотки (и Аляски ?), но в 1989—1990 гг. обнаружен гораздо западнее: на о-ве Сибирякова (Куваев и др., 1994а), т. е. это растение высокоарктическое (аляскинско-?)азиатское. Находка на о-ве Русском несколько заполняет огромный гиатус между изввестными местонахождениями.

S. cernua L. s. l. Арктоальпийский циркумполярный вид. На острове встречается часто. Форма, уклоняющаяся от типа (аркт. *S. svalbardensis* Øvst.?). Зацветание — 1-я декада августа.

S. cespitosa L. s. l. Арктоальпийский циркумполярный вид. Как и в предыдущем случае, форма нетипичная (возможно, *S. groenlandica* L.). Встречается часто, но только на западном берегу и в центре, где образует куртины и большие «поляны». Цветет с середины августа.

S. nivalis L. Альпийско-арктический циркумполярный вид. На острове встречается изредка. Отмечено 5 мест, где растение образует значительные заросли. Встречается также одиночными экземплярами. Цветет с середины августа.

S. oppositifolia L. s. l. Арктоальпийский циркумполярный вид. На острове — subsp. *smalliana* (Engl. et Irmsch.) Hult. Как и на о-ве Сибирякова, редкое растение, отмеченное в 3 точках (север, центр). Цветет с середины августа.

Ближайшая по расстоянию из опубликованных локальных флор — флора р. Гусиной (Бухта Книповича) (Куваев и др., 1994, б), но сопоставление с ней невозможно из-за исключительной океаничности климата о-ва Русского. По условиям здешняя флора более соответствует флоре территориально удаленных полярных пустынь на мысе Челюскин (Мазинг, 1982); список сосудистых растений мыса Челюскин содержит 57 видов (Сафронова, 1979). В коллекции с о-ва Русского преобладают виды арктические и высокоарктические — по 6, в сумме более 60 %; альпийско-арктических видов 4; на последнем месте арктоальпийский элемент (3 вида *Saxifraga*). Среди типов ареалов господствует циркумполярный (14 видов): аляскинско-азиатских видов 2, аляскинско-евразиатских и западносибирско-европейских по 1. Для высших растений можно отметить следующие особенности: 1) необычная бедность флоры (на территории 309 км^2 за срок более 1 мес найдено всего 19 видов, т. е. в 3 раза меньше, чем на мысе Челюскин; это объясняется краткостью периода наблюдений, ограниченностью территории, но главное, изолированным положением острова); 2) полное отсутствие спайнолепестных (*Sympetalae*: хотя число их видов в высокой Арктике в целом очень невелико, но все же для мыса Челюскин И. Н. Сафронова (1979) приводит 6 видов (В. Д. Александрова (1983) указывает для Сибирской провинции полярных пустынь, кроме них, еще *Artemisia borealis*, а Ю. П. Кожевников с соавт. (1994) для о-ва Свердруп также *Pedicularis hirsita*). Отсутствие спайнолепестных в коллекции с о-ва Русского может объясняться тем, что они (особенно виды *Asteraceae*) на Севере вегетируют поздно, и наши наблюдения не были доведены до их появления; 3) явление нанизма, охарактеризованное, в частности, В. В. Мазингом (1982), подчас затрудняющее распознавание даже хорошо известных растений; 4) полное отсутствие бореальных и даже гипоарктических видов.

Таким образом, в наземной флоре острова по видовой численности и ценотической роли преобладают мохообразные (обнаружено 36 видов); среди них понижена роль печеночников и, по-видимому, отсутствуют сфагновые мхи. На следующем месте после мохообразных находятся лишайники (24 вида); пониженное участие накипных форм в сборах связано не только с отсутствием лихенолога в полевых маршрутах, но и с характером материнских пород. На последнем месте сосудистые растения — 19 видов; все они (за исключением ивки полярной) — многолетние травы: это характерно не только для плакорных, но и для горных (гольцовых) холодных пустынь (Куваев, 1985).

В составе геоэлементов повышена роль арктических и арктоальпийских видов; специфичны высокоарктические виды. В долготном отношении во флоре острова преобладают циркумполярные и голарктические виды.

Растительность

Как видно из картосхемы (рис. 1) и легенды к ней, на острове представлены 2 основных типа растительности: полярно-пустынный и тундровый.

В **тундровом типе** различимы высокоарктические тундры, тундро-луговая растительность, луга и болота.

1. Высокоарктические тундры занимают субгоризонтальные поверхности и их склоны с высотами 9—38 м над ур. м.

Преобладают пятнистые моховые тундры с медальонным микрорельефом. Растения сосредоточены преимущественно в неглубоких ложбинках 2—4(8) см глуб. и 5—10 см шир. Основу растительности составляют зеленые мхи — виды *Racomitrium, Aulacomnium turgidum, Sanionia uncinata,* которые могут образовывать небольшие кочки и приподнятые латки. В моховом покрове ютятся злаки — *Phippsia*



Рис. 2. Мохово-лишайниковая тундра с повышенным участием *Thamnolia vermicularis* s. l. В центре — самка морского песочника на гнезде.

algida, Alopecurus alpinus (sp—cop_1) — очень миниатюрных размеров, едва превышающие по высоте мхи, т. е. здесь очень отчетливо выражена бриофилия, подробно охарактеризованная М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1989). Пятна, вписанные в сеть ложбин, обнажены; на них часты отмершие лишайники. Нередко преобладание (особенно физиономическое) переходит к лишайникам — *Thamnolia vermicularis* s. l. (cop_1; 7 % и более), *Flavocetraria cucullata, Dactylina arctica* и др. (рис. 2). В таких случаях можно говорить о мохово-лишайниковых тундрах, но существуют все переходы между ними и моховыми тундрами. Общее проективное покрытие (ОПП) охарактеризованных тундр чаще не превышает 30 % от общей площади, но при меньшей выраженности медальонов покров смыкается и иногда ОПП достигает 90(100) %.

В долине ручья Медвежьего распространены бугорковые тундры (рис. 3). Бугорки до 10 см выс. и до 30 см (и более) в диам.; образованы куртинами зеленых мхов (*Racomitrium lanuginosum* и др.) и имеют минеральное ядро. К ним близки кочкарные тундры, в которых под куртинками мхов (*Aulacomnium turgidum* и др.) и сосудистых растений находятся небольшие кочки с торфяным ядром до 3 см выс. и до 15 см в диам. ОПП таких тундр — до 100 %. Это объясняется более благоприятным микроклиматом; защищенностью от северных ветров, более высоким снежным покровом, большей глубиной протаивания грунта.

2. Тундро-луговая растительность промежуточна между собственно тундрами и лугами; занимает песчаные морские террасы 2—5 м выс. с кочковато-бугорковым микрорельефом и усиленным несколько застойным увлажнением в понижениях. Обилие тундровых мхов, образующих сплошной покров с покрытием 80—90 %, не позволяет относить эти сообщества к лугам, хотя злаки — фиппсия, лисохвост и др. (и, видимо, вегетирующая осока Биджелоу) — образуют достаточно выраженный ярус. ОПП в тундро-луговых сообществах высокое — 80—100 %.

3. Тундровые луга располагаются в ложбинах стока, долинах речек и ручьев с песчаными террасами. Эти обитания имеют хорошее увлажнение и усиленный дренаж. Низкий травостой образуют злаки *Alopecurus alpinus, Phippsia algida, Dupontia fisheri* subsp. *psilosantha*. В напочвенном покрове — *Sanionia uncinata, Orthothecium chryseon* и др. Наряду с тундровыми болотами это наиболее сомкнутые сообщества: ОПП — 90—100 %.



Рис. 3. Бугорковая тундра с *Racomitrium lanuginosum* и другими зелеными мхами на северо-востоке острова близ полярной станции.

4. Тундровые болота на днищах замкнутых аласовидных понижений избыточно увлажнены: вода выступает при ходьбе, местами образует слабо заметное из-за трав водное зеркало, в остаточных озерках открытое. Мерзлота препятствует образованию глубоких топей. В низком то густом, то разреженном травостое господствует *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica,* участвуют некоторые виды *Saxifraga.* Плотный покров образуют гелофитные мхи — *Tomentypnum nitens, Philonotis fontana, Calliergon giganteum, Sarmentypnum sarmentosum.* ОПП — 90—100 %.

Чем выше и дальше от моря, тем беднее растительность. В центре острова господствуют пустыни.

Полярные пустыни чаще безжизненны — это Arctodeserta mortua, занимающие субгоризонтальные поверхности и их склоны до максимальных высот (38—39 м над ур. м.). Например, в верховьях ручья Каменистого на территории в несколько гектар практически отсутствуют даже единичные растения. Сухой голый суглинистый субстрат с глыбами коренных пород, щебнем и дресвой разбит на неправильные многоугольники трещинами в 1 см шир. По отсутствию растений к пустыням условно можно отнести галечные пляжи и косы высотой до 3 м над ур. м. и долины малых ручьев и ложбины стока со щебнистыми днищами. Обрывы с выходами коренных пород, развитые на западном берегу, также лишены растительности и даже единичных растений.

Скудная растительность в здешних пустынях развита лишь местами на субгоризонтальных поверхностях различных высот: обилен только *Racomitrium lanuginosum,* образующий разрозненные куртины. ОПП не превышает 20 (30) %. Такие сообщества — Frigorideserta racomitriosa (Arctodeserta grimmiosa) — отмечались ранее для приполярных гор (Куваев, 1961, 1985).

Особенность пустынной формации — отсутствие выраженных накипно-лишайниковых и листовато-лишайниковых пустынь. Вероятно, это зависит от материнских пород: здешние сланцы, граниты и кварциты мало пригодны для поселения накипных и листоватых форм.

Заключение

Ограничивая зону полярных пустынь, В. Д. Александрова (1977 : 19, рис. 1) проводила ее южную границу как раз через акваторию, вмещающую о-в Русский. Как показывает анализ растительности и составленная нами картосхема (рис. 1), принад-

лежность всей территории острова к зоне полярных пустынь не вызывает сомнений, поскольку они здесь господствуют по площади, даже сообщества высокоарктических тундр уступают им территориально и по ландшафтному значению. О-в Русский — южный форпост зоны полярных пустынь в западно-таймырском секторе Арктики.

Собранные на о-ве Русский коллекции водорослей, лишайников и мхов переданы в LE, сосудистых растений — в MW.

Благодарим начальника отряда Е. Е. Сыроечковского-младшего, начальника полярной станции «Остров Русский» А. П. Морозова, механика С. В. Слепнева за помощь в полевых работах; К. Л. Виноградову и Ю. Е. Петрова — за определение водорослей; Н. В. Вронского — за содействие в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с. (Комаровские чтения. Т. 29).

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Атлас Арктики. М., 1985. 204 с.

Богатырев К. П. Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и предпочвенная стадия выветривания // Вопросы географии. М., 1953. Сб. 33. С. 152—169.

Кожевников Ю. П., Журбенко М. П., Афонина О. М. Растительный покров островов Свердруп и Тройной, Карское море // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М.. 1994. Т. 2. С. 121—143.

Куваев В. Б. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 337—347.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М.. 1985. 78 с.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В. и др. Растительный покров острова Сибирякова. Опыт комплексного флористического и геоботанического исследования. М., 1994а. 138 с.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Шелгунова М. Л. Флора и растительность окрестностей бухты Книповича (северный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994б. Т. 2. С. 41—71.

Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. записки Тартусск. гос. ун-та. Тарту, 1982. № 590. С. 3—21.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы — своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. № 4. С. 64—73.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971—1978. Вып. 1—5.

Погребицкий Ю. Е. Острова Таймырского мелководья // Геология СССР. Т. 26. Острова Советской Арктики. М., 1970. С. 208—227.

Попов С. В., Троицкий В. А. Топонимика морей Советской Арктики. Л., 1972. 316 с.

Сафронова И. Н. Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 50—53.

Справочник по климату СССР. Л., 1967—1969. Вып. 21. Ч. 2—4.

Троицкий В. А. Географические открытия В. В. Прончищева, Х. П. Лаптева и С. И. Челюскина на Таймыре // Летопись Севера. 1975. Т. 7. С. 78—92.

Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 250 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). P. 1—85.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Липецкий педагогический институт

Получено 6 XII 1995

SUMMARY

The article presents the first geographical and botanical description of Russki Island, of Taimyr Peninsula. Geographycally the Island is a relic terrain in Kara Sea; it is made of metamorphic proterozoic rocks. Plant cover is very poor because of extreme arctic conditions. Four species of seaweeds, 24 — of lichens, 36 — of bryophytes, 19 — of flowering plants are recorded. Polar desert and high arctic tundra vegetation types dominate the terrain. Geographycally and botanically the Island is situated at the southern boundary of polar-desert zone.

УДК 581.524.444(-924.72/.76) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© В. В. Акатов

РОЛЬ МЕЖЦЕНОТИЧЕСКИХ МИГРАЦИЙ РАСТЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ АЛЬПИЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

V. V. AKATOV. THE ROLE OF PLANT INTERCOENOTIC MIGRATIONS IN FORMATION OF ALPINE PHYTOCOENOSES OF THE WESTERN CAUCASUS

На основании данных о современном распределении растений посредством специального теста оценена роль сообществ субальпийских среднетравных лугов как источника диаспор или «миграционного коридора» в формировании альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа. Показана необходимость учета межценотических миграций при оценке перспектив сохранения видового разнообразия сообществ в условиях антропогенного изменения растительного покрова.

Любой фитоценоз независимо от занимаемой им площади окружен фитоценозами других типов и является в той или иной степени экологическим изолятом. Совокупности особей видов в конкретном фитоценозе составляют популяции, которые называют ценопопуляциями (Работнов, 1983). Они характеризуются определенными численностью, жизненностью, демографической и пространственной структурами. Если вид способен произрастать в нескольких смежных фитоценозах, между которыми отсутствуют преграды, препятствующие распространению его диаспор, то ценопопуляции этого вида образуют некую локальную популяцию, относительно изолированную от других локальных популяций. Если вид произрастает только в определенном типе сообществ, то его ценопопуляции являются одновременно и локальными популяциями.

Продолжительность жизни популяций видов растений в фитоценозах (ценопопуляций) либо в группах соседних фитоценозов (локальных популяций) конечна и зависит от их численности, стабильности генетической и демографической структуры, степени стохастичности окружающей среды, частоты локальных нарушений (Mac Arthur, Wilson, 1963; Шаффер, 1989). При случайном вымирании популяций растений в одном из фитоценозов источником диаспор для повторного заселения могут быть ценопопуляции либо фитоценозов того же типа, либо соседних фитоценозов других типов. В первом случае миграция видов может осуществляться как непосредственно, минуя промежуточные фитоценозы, так и с использованием этих фитоценозов в качестве «миграционых коридоров».

Вероятность повторного заселения фитоценозов у различных видов неодинакова. Она зависит от их средней численности в фитоценозах того же типа, способности к расселению, степени представленности в смежных фитоценозах, расстояния между локальными популяциями и особенностей разделяющей их среды.

Вероятность присутствия того или иного вида в фитоценозе и соответственно число занятых им фитоценозов определяются соотношением интенсивности процессов его вымирания и иммиграции. Данное положение легло в основу динамических

моделей распределения видов R. Levins (1969) и I. Hanski (1982a, b). Математическое выражение модели I. Hanski имеет следующий вид:

$$dp/dt = ip(1-p) - e'p(1-p),$$

где p — доля занятых видом участков (фитоценозов) ($0 \leqslant p \leqslant 1$), $ip\ (1 - p)$ — скорость колонизации вакантных участков, $e'p\ (1 - p)$ — скорость локального вымирания вида. Уравнение позволяет сделать два предсказания о характере распределения видов: 1) отрицательная корреляция между вероятностью локального вымирания и количеством занятых участков предполагает наличие положительной корреляции между распределением и обилием видов (чем выше среднее обилие вида на участках, тем ниже вероятность его локального вымирания и тем большее число участков занято этим видом); 2) если вероятность вымирания варьирует стохастически, то виды должны иметь тенденцию к колонизации всех участков ($p = 1$) или региональному вымиранию ($p = 0$); соответственно распределение видов сообщества по частоте встречаемости должно быть бимодальным: много видов присутствует на многих участках, много — на небольшом количестве участков и мало видов имеет промежуточную встречаемость.

Как следует из модели I. Hanski, основным фактором, определяющим частоту встречаемости видов в регионе, является их среднее локальное обилие, влияющее на вероятность локального вымирания. Однако на частоту региональной встречаемости видов должны оказывать влияние также факторы, определяющие скорость повторного заселения фитоценозов. Среди них — представленность видов в смежных фитоценозах. Учитывая, что бóльшая часть семян падает на землю вблизи от родительских растений, а с удалением от них плотность их оседания резко снижается (Вульф, 1933: Удра, 1982, 1989; Бигон и др., 1989), данный фактор должен играть весьма существенную роль. Если это так, то определенная часть видового состава фитоценозов должна быть обусловлена межценотическими миграциями. Это положение представляет интерес с точки зрения сохранения видового разнообразия сообществ. Уничтожение окружающей растительности может привести к снижению разнообразия сообществ даже при отсутствии непосредственного на них воздействия (нарушения структуры этих сообществ или сокращения их площади и фрагментации).

В принципе, сам факт влияния межценотического обмена диаспорами на распределение видов растений и формирование фитоценозов не вызывает сомнений. Вопрос в другом: является ли это влияние существенным или оно незначительно и им можно пренебречь как при решении теоретических проблем, так и в природоохранной практике? Понятно, что необходимым условием значимости межценотических миграций является достаточно высокая интенсивность локального вымирания ценопопуляций. Если вероятность локального вымирания популяций невысока, то обмен диаспорами между ними становится более важным с точки зрения генетических эффектов, чем с точки зрения динамики численности популяций (Гилпин, 1989). Основную роль в распределении видов в этом случае будут играть степень их специализации и неоднородность среды. Эти факторы положены в основу статических моделей распределения видов (Hengeveld, Haeck, 1982; Brown, 1984; Raunkiaer, 1934, цит. по: Gotelli, Simberloff, 1987; Kolasa, Stayer, 1988; Kolasa, 1989, и др.). Уничтожение окружающей растительности в данной ситуации не приведет к снижению видового богатства нетронутых сообществ.

Цель настоящей статьи — оценить значение сообществ субальпийских среднетравных лугов как источника диаспор или «миграционного коридора» растений в формировании альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа. Этот вопрос представляет как общий, так и частный интерес.

Относительно небольшие по площади фитоценозы низкотравных лугов и пустошей, окруженные сообществами среднетравных лугов, долгоснежных местообитаний, растительными группировками скал и осыпей, представляют собой типичный пример экологических изолятов. Вместе с тем эти сообщества характеризуются незначитель-

ной флуктуационной динамикой. Их состав и соотношение между компонентами слабо меняются по годам (Онипченко, 1987; Гужова и др., 1990). Определение роли межценотических миграций в их формировании даст представление о важности этих процессов в сообществах подобного типа, а значит, и в более динамичных сообществах.

В литературе непосредственных данных о роли процессов локального вымирания и иммиграции видов (в том числе из соседних сообществ) в формировании сообществ и флористических комплексов альпийского пояса очень немного, и они не позволяют сделать определенные выводы (Riebsell, 1982; Hadley, 1987; White, Miller, 1988, и др.).

На своем нижнем пределе альпийские сообщества граничат с сообществами среднетравных субальпийских лугов, которые характеризуются большей площадью и (в силу более низкого расположения на склоне) значительно меньшей степенью изолированности. Соединяя многие горные массивы, именно эти сообщества должны служить «миграционным коридором» и дополнительным источником диаспор при колонизации альпийских фитоценозов. В силу некоторых особенностей организации выпаса на Западном Кавказе современное состояние альпийских и субальпийских лугов оказалось существенно различным. Степень трансформации последних несравненно выше (Косенко, Костылев, 1964; Белоновская, Ясный, 1990; Акатов, Акатова, 1991), и это может сказаться на интенсивности межценотических миграций. Таким образом, оценка перспектив сохранения видового разнообразия альпийских сообществ невозможна без учета данного фактора.

Объекты и методы сбора полевого материала

Исследования проводили в бассейнах рек Белая, Большая Лаба, Малая Лаба, Мзымта и Большой Зеленчук на 16 горных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов. На основе физиономических или флористических признаков, а также признаков местообитаний было выделено 50 фитоценозов альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей (асс. Pediculari chroorhynchae — Eritrichietum caucasicum Minaeva, 1987; Онипченко и др., 1987) и 32 фитоценоза субальпийских среднетравных лугов (асс. Poa longifolii — Calamagrostietum arundinacea Semagina 1992; Семагина, 1992).

В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м², заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким способом фактического материала для каждого вида были рассчитаны 4 показателя.

$\overline{r_A}$ — средняя встречаемость вида в пределах альпийских фитоценозов (r_A — доля числа площадок с присутствием вида от общего числа площадок, %). Показатель отражает локальную встречаемость видов или плотность их ценопопуляций.

R_A — число заселенных видом альпийских фитоценозов. Показатель характеризует региональную встречаемость или распределение видов.

R_M — число заселенных видом групп альпийских фитоценозов, приуроченных к определенным горным массивам. Общее число таких групп — 10 (на двух массивах по 2 фитоценоза, на трех по 3, на двух по 4 и на трех по 8).

R_C — число заселенных видом субальпийских фитоценозов (характеризует представленность видов в сообществах среднетравных лугов).

В пределах 50 альпийских фитоценозов выявлено 185 видов сосудистых растений. Используя опубликованные данные по различным сообществам высокогорной зоны Западного Кавказа (Онипченко и др., 1987; Акатов, 1989; Онипченко, Сеннов, 1992; Онипченко и др., 1992; Семагина, 1992) и собственные неопубликованные материалы, мы выбрали 57 видов, зоны оптимума которых приходятся на сообщества низкотравных лугов и лишайниковых пустошей либо по крайней мере включают их. Причем эти виды либо совсем отсутствуют в сообществах субальпийских среднетравных

Численные значения показателей, характеризующих распределение анализируемых альпийских видов

Виды	$\bar{r}_A$, %	R_A	R_M	R_C
Alchemilla caucasica Bus.	59	44	10	10
A. retinervis Bus.	35	31	10	13
Androsace albana Stev.	21	4	2	0
Anemone speciosa Adam.	91	27	8	2
Antennaria caucasica Boriss.	38	30	8	1
Anthemis abagensis Fed.	37	12	4	10
A. marschalliana Willd.	86	43	10	12
Anthoxanthum odoratum L.	46	36	10	28
Anthyllis caucasica (Grossh.) Juz.	55	14	5	8
Aster alpinus L.	33	17	7	0
Astragalus levieri Freyn ex Somm. et Levier	26	16	8	0
Botrychium lunaria (L.) Sw.	14	5	2	9
Campanula biebersteiniana Schult.	97	50	10	8
C. collina Bieb.	37	17	9	29
Carex huetiana Boiss.	83	49	10	18
C. tristis Bieb.	86	49	10	12
Carum caucasicum (Bieb.) Boiss.	90	41	9	5
Cerastium purpurascens Adam.	46	30	6	4
Chamaesciadium acaule (Bieb.) Boiss.	54	20	6	0
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	24	30	9	14
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub.	36	4	2	1
Empetrum caucasicum Juz.	34	11	5	0
Eremogone lychnidea (Bieb.) Rupr.	39	21	7	0
Erigeron alpinus L.	48	23	8	4
Festuca ovina L.	100	50	10	23
Gentiana djimilensis C. Koch	90	48	10	10
G. oschtenica (Kusn.) Woronow	28	20	9	9
G. septemfida Pall.	54	38	9	31
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	22	19	8	19
Helictotrichon adzharicum (Albov) Grossh.	91	50	10	21
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	18	2	1	0
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	58	33	8	19
Lloydia serotina (L.) Reichen.	43	26	9	0
Luzula multiflora (Ehrh) Lej.	74	43	10	28
L. spicata (L.) DC	66	39	8	0
Minuartia circassica (Albov) Woronow	66	38	9	6
M. oreina (Mattf.) Schischk.	44	24	9	4
Muscari racemosum (L.) Mill.	33	13	6	5
Myosotis alpestris F. W. Schmidt	50	43	10	29
Onobrychis biebersteinii Sirj.	57	13	6	7
Oxytropis kubanensis Leskov	63	22	5	1
Pedicularis chroorrhyncha Vved.	89	50	10	6
Plantago saxatilis Bieb.	62	22	9	10
Polygonum carneum C. Koch	94	45	10	32
P. viviparum L.	68	18	5	2
Potentilla gelida C. A. Mey	43	29	6	3
Primula algida Adams	34	22	6	2
P. kusnetzovii Fed.	34	32	7	10
Ranunculus oreophilus Bieb.	61	36	9	13
Senecio aurantiacus Hoppe ex Willd.	36	20	7	6

Виды	$\bar{r}_A$, %	R_A	R_M	R_C
Taraxacum confusum Schischk.	31	15	7	15
T. porphyranthum Boiss.	63	36	8	3
Traunsteinera sphaerica (Bieb.) Schlechter	13	11	3	14
Vaccinium vitis-idaea L.	59	37	9	13
Valeriana alpestris Stev.	47	32	9	8
Veronica gentianoides Vahl.	57	42	10	31
Viola oreades Bieb.	61	41	9	11

лугов, либо представлены в них, но эта представленность ниже, равна или незначительно выше, чем в альпийских фитоценозах. Эти 57 видов и явились объектом нашего исследования. Их перечень, а также данные по локальной и региональной встречаемости на Западном Кавказе приведены в таблице.

Обоснование метода анализа

Наиболее точную оценку роли процессов локального вымирания и локальной (региональной), в том числе межценотической, миграции видов в их распределении в регионе и формировании сообществ можно получить в результате долговременных наблюдений на постоянных участках (Hanski, 1982a; Gotelli, Simberloff, 1987). Однако проведение таких наблюдений связано с техническими сложностями, особенно учитывая, что даже 10—30 лет наблюдений могут оказаться недостаточными, так как временные горизонты природоохранного прогнозирования и планирования (для чего в конечном счете и проводятся подобные исследования) обычно составляют 100—1000 лет (Сулей, 1989; Шаффер, 1989). С другой стороны, соответствие фактических данных предсказаниям модели I. Hanski (корреляция между распределением и обилием, бимодальность распределения видов) еще не является доказательством важности этих процессов.

Эти соотношения могут быть объяснены и на основе статических моделей. В частности, C. Raunkiaer (1934, цит. по: Gotelli, Simberloff, 1987) предложил иное объяснение бимодальности: обычные на тех или иных типах местообитаний виды являются адаптированными к этим типам местообитаний, в то время как относительно редкие виды являются адаптированными к другим типам местообитаний. Другая модель, разработанная J. Brown (1984), основывается на положении о том, что виды с более широкими экологическими нишами имеют бо́льшие по площади ареалы, встречаются в большем числе сообществ и имеют более высокое обилие в каждом из этих сообществ. Корреляция между обилием и распределением видов является логичным следствием этого положения. Кроме того, в соответствии с моделью J. Brown виды, часто встречающиеся за пределами сообществ определенного типа, к которым они наиболее адаптированы, должны характеризоваться относительно большей толерантностью к условиям среды и соответственно чаще встречаться в сообществах этого типа по сравнению с видами, редко встречающимися за его пределами.

Применительно к вопросу, рассматриваемому в настоящей статье, краткий анализ динамических и статических моделей можно резюмировать следующим образом: независимо от механизма, определяющего распределение альпийских растений, должна иметь место положительная корреляция между частотой их встречаемости в сообществах субальпийских среднетравных лугов (R_C) и альпийских низкотравных лугов и пустошей (R_A). Поэтому ее выявление само по себе не может свидетельствовать о важной роли субальпийских сообществ в распределении альпийских видов. Необходим иной критерий, и им может быть положительная корреляция между значениями R_A и R_C у видов с равными значениями $\bar{r}_A$.

Если распределение альпийских видов определяется исключительно факторами среды, то те из них, которые широко представлены в субальпийских сообществах, должны быть весьма обильны и широко представлены и в альпийских сообществах. Соответственно между $\overline{r}_A$, R_A и R_C должна иметь место положительная корреляция, а виды с равными значениями $\overline{r}_A$ должны иметь примерно равные значения R_A и R_C, либо должны варьировать независимо.

Если же в распределении альпийских видов определенную роль играют процессы их вымирания и иммиграции, то виды с одинаковыми значениями $\overline{r}_A$, но разными R_C должны иметь равную среднюю вероятность вымирания в альпийских фитоценозах, но различную вероятность повторного в них заселения и соответственно различную представленность в этих фитоценозах. Поэтому при $\overline{r}_A$ = const между значениями R_A и R_C должна наблюдаться положительная корреляция.

Анализ фактического материала предполагает несколько операций: 1) определение параметров уравнения регрессии R_A по $\overline{r}_A$; 2) расчет ожидаемой региональной встречаемости ($\overline{R}_A$ для каждого значения $\overline{r}_A$.; 3) вычисление отклонений фактической региональной встречаемости от ожидаемой ($R_A - \overline{R}_A = \hat{R}_A$); 4) определение коэффициентов корреляции и параметров уравнений регрессии $\hat{R}_A$ по R_C.

В том случае, если субальпийские сообщества как дополнительный источник диаспор действительно играют ощутимую роль в распространении альпийских растений, между значениями $\hat{R}_A$ и R_C должна наблюдаться положительная корреляция. Аналогичным образом может быть оценено влияние межценотических миграций на распространение альпийских видов в группах альпийских фитоценозов, приуроченных к определенным горным массивам (R_M).

Результаты и обсуждение

Результаты анализа, представленные на рис. 1 и 2, могут быть сведены к следующему.

1. Между локальной и региональной встречаемостью альпийских видов действительно существует зависимость, которая может быть описана линейными уравнениями регрессии $R_A = 0.46\overline{r}_A + 4.34$ (рис. 1, *А*) и $R_M = 0.05\,\overline{r}_A + 4.96$ (рис. 1, *Б*).

2. Соотношения между $\hat{R}_A$ и R_C, $\hat{R}_M$ и R_C характеризуются достоверной для 0.1 %-ного уровня значимости положительной корреляцией. Коэффициенты корреляции равны 0.488 и 0.452 соответственно, уравнения регрессии имеют вид: $\hat{R}^*_A = 0.39\,R_C + 15.25$ (рис. 2, *А*) и $\hat{R}^*_M = 0.10\,R_C + 3.86$ (рис. 2, *Б*), где $\hat{R}^*_A = \hat{R}_A + 19$ и $\hat{R}^*_M = \hat{R}_M + 5$.

Таким образом, результаты анализа свидетельствуют о том, что граничащие с альпийскими субальпийские сообщества, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию «миграционного коридора», влияют на скорость иммиграции видов на вакантные участки и соответственно на их региональную встречаемость в альпийском поясе Западного Кавказа, на формирование альпийских фитоценозов. При этом влияние межценотических миграций на распределение альпийских растений по отдельным фитоценозам и по их группам, приуроченным к определенным горным массивам, примерно одинаково.

Использование углового коэффициента уравнений регрессии позволяет оценить масштабы этого влияния. Расчеты показывают, что разница в количестве заселенных альпийских фитоценозов и горных массивов видами, широко представленными в субальпийских фитоценозах, по сравнению с видами, имеющими такие же значения $\overline{r}_A$, но не произрастающими в этих сообществах, составляет в среднем 12 фитоценозов (24 %) и 3 группы фитоценозов (30 %) соответственно. Это весьма существенно, и можно предположить, что строгая приуроченность некоторых видов к сообществам низкотравных лугов и пустошей является одной из возможных причин их отсутствия на ряде горных массивов Западного Кавказа.

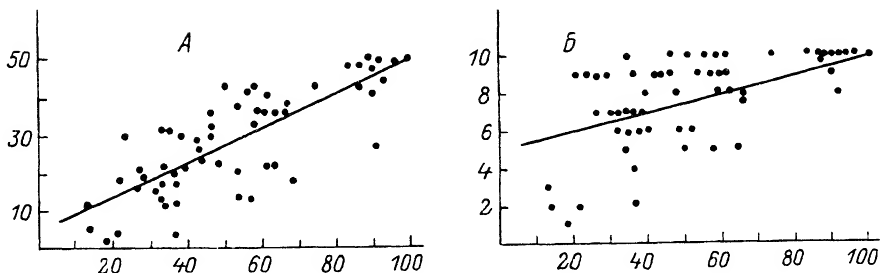


Рис. 1. Соотношение между локальной и региональной встречаемостью альпийских растений.
По осям абсцисс — $\bar{r}_A$. По осям ординат: $A - R_A$, $Б - R_M$.

Ранее этот вопрос рассматривался достаточно подробно (Акатов, 1993). Одним из результатов проведенного тогда анализа явилось выделение нескольких видов (*Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss., *Eremogone lychnidea* (Bieb.) Rupr., *Oxytropis kubanensis* Leskov, *Potentilla gelida* C. A Mey., *Seseli alpinum* Bieb., *Trifolium polyphyllum* C. A. Mey), распределение которых по фитоценозам не соответствовало их экологическим предпочтениям. Эти же виды отсутствовали на многих из обследованных горных массивов, т. е. характеризовались пятнистым распределением. Не претендуя на окончательное решение проблемы «пятнистости» в данной публикации, обратим внимание на тот факт, что эти виды (за исключением *Seseli alpinum*) практически не встречаются в фитоценозах других типов, в том числе в субальпийских (их $R_C = 0–3$).

Если роль субальпийского пояса в распределении альпийских видов можно считать в общем доказанной, то представляет интерес оценить последствия полного уничтожения субальпийских лугов для видового разнообразия альпийских фитоценозов.

Представим гипотетическую ситуацию, когда R_C в результате уничтожения субальпийских лугов для всех альпийских видов станет равной нулю. В этом случае ожидаемое число возможных локальных вымираний ценопопуляций вида *i* составит 0.39 R_C, а общее число локальных вымираний для всех анализируемых видов

$$\sum_{n=57}^{i=1} 0.39 R_{C_i} = 224.2.$$

Кроме анализируемых видов, являющихся преимущественно альпийскими или альпийско-субальпийскими формами, в альпийских фитоценозах достаточно часто встречаются типичные субальпийские виды: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Anemonastrum fasciculatum* (L.) Holub, *Betonica macrantha* C. Koch, *Astrantia maxima* Pall., *Linum hypericifolium* Salisb. и др. Их распространение в альпийском поясе скорее всего полностью определяется заносом семян из субальпийских сообществ.

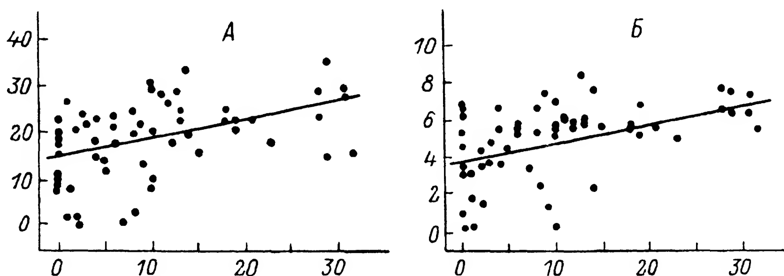


Рис. 2. Соотношение между значениями $\hat{R}_A^*$, $\hat{R}_M^*$ и R_C у альпийских растений.
По осям абсцисс — R_C. По осям ординат: $A - \hat{R}_A^*$; $Б - \hat{R}_M^*$.

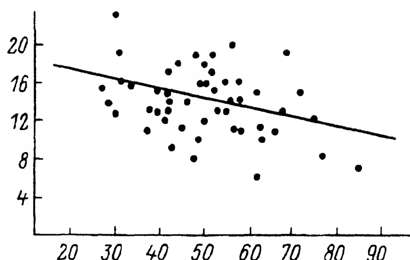


Рис. 3. Соотношение между видовым богатством фитоценозов (S_c) и долей в их составе видов с $R_c \leq 3$($r = -0.394$, $y = -0.10x + 19.2$).

По оси абсцисс — S_c; по оси ординат — доля видов, %

Данное явление известно под названием «масс-эффект» (Shmida, Wilson, 1985). Уничтожение субальпийских фитоценозов должно привести к выпадению этих видов из альпийских сообществ. По нашим данным. в 50 альпийских фитоценозах произрастает 57 субальпийских видов, каждый из которых встречается в среднем в 3.3 фитоценозах. Если R_C для всех из них станет равной нулю, то это вызовет 188.1 случаев локального вымирания.

Общее число локальных вымираний ценопопуляций альпийских, альпийско-субальпийских и субальпийских видов составит 412.3, а среднее число вымираний в одном альпийском фитоценозе — 8.4. Это соответствует примерно 16 % среднего видового богатства альпийских сообществ. Причем следует ожидать, что сильнее всего пострадают наиболее флористически богатые фитоценозы. Для этого есть две причины: 1) они содержат в своем составе относительно большее число видов. широко распространенных в сообществах субальпийских лугов (рис. 3); 2) в соответствии с графической моделью теории равновесия и полученными ранее фактическими данными флористически богатые фитоценозы характеризуются большей уязвимостью к снижению интенсивности миграционных процессов, чем бедные (Акатов. 1995).

Безусловно, ситуация полного уничтожения среднетравных лугов в результате перевыпаса является мало вероятной, однако выбитые или коренным образом трансформированные скотом участки растительности имеют значительное распространение. По мнению некоторых ботаников, субальпийские луга Кавказа уже находятся на грани исчезновения (Белоновская, Ясный, 1990: Литвинская, 1993, и др.) и в ближайшие годы вряд ли стоит ожидать улучшения их состояния. Поэтому при оценке перспектив сохранения видового разнообразия альпийских сообществ необходимо учитывать и этот фактор.

Выводы

1. Сообщества субальпийских среднетравных лугов, являясь дополнительным источником диаспор или выполняя функцию «миграционного коридора» для альпийских видов, существенно влияют на их региональную встречаемость на Западном Кавказе и формирование альпийских фитоценозов.

2. Полное уничтожение или сильная трансформация структуры и состава субальпийских лугов в результате антропогенного воздействия может привести к значительному снижению видового богатства альпийских фитоценозов даже без непосредственного на них влияния. Причем в большей степени пострадают флористически богатые фитоценозы.

3. Выявление существенной роли межценотических миграций в формировании альпийских сообществ, характеризующихся значительной стабильностью, свидетельствует о важности этих процессов для многих типов сообществ и необходимости их учета в природоохранной практике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В. В. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1989. № 7472-В89. 32 с.

Акатов В. В. Пятнистое распределение альпийских растений Западного Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 34—44.

Акатов В. В. Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 49—64.

Акатов В. В., Акатова Т. В. О современном состоянии фитогенофонда альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды ВГИ. 1991. Вып. 84. С. 114—124.

Белоновская Е. А., Ясный Е. В. Антропогенная трансформация горных экосистем Большого Кавказа // Биота экосистем Большого Кавказа. М., 1990. С. 176—187.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 1. 667 с.

Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. М.—Л., 1933. 415 с.

Гилпин Е. М. Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.

Гужова Г. А., Онипченко В. Г., Семенова Т. В. Механизмы устойчивости альпийских сообществ // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С. 388—389.

Косенко И. С., Костылев Е. А. Высокогорные луга массива Лагонаки-Фишт-Оштен // Труды Кубанского сельскохозяйственного института. Краснодар, 1964. С. 125—132.

Литвинская С. А. Охрана гено- и ценофонда Северо-Западного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1993. 111 с.

Онипченко В. Г. Лишайники и высшие растения // Биогеоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа). М., 1987. С. 19—31.

Онипченко В. Г., Любезнова Н. В., Покаржевская Т. А., Работнова М. В. Синтаксономия альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Класс Salicetea herbaceae Br.-Bl. 1947. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1992. № 2828-В92.

Онипченко В. Г., Минаева Т. Ю., Работнова М. В. К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 1675-В87. 32 с.

Онипченко В. Г., Сеннов А. В. Синтаксономия рододендроновых стлаников Тебердинского заповедника // Биологические науки. 1992. № 4. С. 14—22.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Семагина Р. Н. К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1992. № 2831-В2. 48 с.

Сулей М. Е. Введение // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 20—23.

Удра И. Ф. Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1047—1059.

Удра И. Ф. Характер, типы и основные пути миграции семенных растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1423—1432.

Шаффер М. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989. С. 158—172.

Brown J. H. On the relationship between abundance and distribution of species // American Naturalist. 1984. Vol. 124. N 2. P. 255—279.

Gotelli N. J., Simberloff D. The distribution and abundance of tallgrass prairie plants: a test of the core-satellite hypothesis // American Naturalist. 1987. Vol. 130. N 1. P. 18—35.

Hadley K S. Vascular alpine plant distributions within the central and southern Rocky mountains, U. S. A. // Arctic and Alpine Researh. 1987. Vol. 19. N 3. P. 242—251.

Hanski I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // Oikos. 1982a. Vol. 38. P. 210—221.

Hanski I. Distributional ecology of anthropogenous plants in villages surrounded by forest // Ann. Bot. Fenn. 1982b. Vol. 19. P. 1—15.

Hengeveld R., Haeck J. The distribution of abundance. I. Measurements // J. Biogeogr. 1982. Vol. 9. P. 303—316.

Kolasa J. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // Ecology. 1989. Vol. 70. P. 235—241.

Kolasa J., Stayer D. Patterns of the abundance of species: a comparison of two hierarchical models // Oikos. 1988. Vol. 53. P. 235—241.

Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entomol. Soc. Am. 1969. Vol. 15. P. 237—240.

MacArthur R. M., Wilson E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387.

Riebsell J. F. Arctic-alpine plants on mountain-tops: agreement with island biogeography theory // American Naturalist. 1982. Vol. 119. N 5. P. 657—674.

Shmida A., Wilson M. Biological determinants of species diversity // Y. Biogeogr. 1985. Vol. 12. P. 1—20.

White P. S., Miller R. I. Topographic models of vascular plant richness in the southern Appalachian high peaks // J. Ecology. 1988. Vol. 76. P. 192—199.

Кавказский государственный
биосферный заповедник
Майкопский государственный
технологический институт
Майкоп

Получено 10 IV 1996

SUMMARY

Using the data on the modern distribution of plants by special test the role of the subalpine meadows as a species pool or «corridor of migration» in the formation of the alpine short grass meadow and lichen heath phytocoenoses in the Western Caucasus was determined.

УДК 581.5(571.52) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© В. Г. Дирксен, М. А. Смирнова

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОГО МАКРОСКЛОНА ВЫСОКОГОРНОГО МАССИВА МОНГУН-ТАЙГА (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ТУВА)

V. G. DIRKSEN, M. A. SMIRNOVA. THE DESCRIPTION OF VEGETATION ON THE NORTHERN MACROSLOPE OF MONGUN-TAIGA HIGH MOUNTAINS (SOUTH-WESTERN TUVA)

Проведен анализ структуры высотной поясности растительности северного макросклона высокогорного массива Монгун-Тайга. Положение массива в системе ландшафтных зон и структурная обособленность территории обусловливают своеобразие растительного покрова этого региона — сочетание аридного типа высотной поясности с элементами альпийского и гольцового типов. Детальное фитоценотическое обследование ключевого участка (долина р. Правый Мугур) позволило выявить основные растительные сообщества и объединить их в 4 экологических ряда: криоксерофильный, криогигрофильный, криомезофильный и пойменный.

Массив Монгун-Тайга, расположенный в юго-западной части Тувы на границе с Монголией, — наиболее высокогорная территория Тувы. Сведения о растительном покрове района и особенно о высокогорной растительности немногочисленны и относятся к более обширным регионам (Огуреева, 1980; Куминова и др., 1985; Седельников, 1987, и др.). Территория представляет интерес в геоботаническом отношении, поскольку находится на стыке аридных центрально-азиатских и более гумидных южно-сибирских высокогорий.

Массив Монгун-Тайга (3970 м над ур. м.) расположен к юго-востоку от сочленения Горного и Монгольского Алтая с Саяно-Таннуольским. Он асимметричен в плане — склоны северных экспозиций круче и короче южных. Современный рельеф представлен холмогорьем, низкогорьем, среднегорьем и высокогорьем. Широкое распространение имеют различные ледниковые и водно-ледниковые образования: основные и конечные морены, выровненные холмисто-западинные моренные пространства, аллювиально-флювиогляциальные накопления (Москаленко и др., 1993). Последние образуют щебнистые и каменистые поверхности с несформированным почвенным покровом.

Территория массива характеризуется резко континентальным климатом: большие годовые амплитуды температуры воздуха, низкие зимние температуры, отрицательные

среднегодовые значения температуры воздуха (среднегодовая многолетняя — около –3.0 °С, среднелетняя — 12.0 °С, среднемноголетняя июля — 13.2 °С). Годовая сумма осадков в высокогорной части массива составляет всего 300—500 мм, 70 % которых приходится на 3 летних месяца (Чистяков и др., 1994). Особенности климатического режима определяют повсеместное распространение многолетнемерзлых грунтов, на которых развиваются горно-тундровые, а в наиболее благоприятных условиях — горно-луговые почвы.

Высокогорная часть массива Монгун-Тайга покрыта ледниками, большая часть которых приурочена к северо-восточным и восточным макросклонам (Чистяков и др., 1994). Сезонное таяние ледников и снежников обеспечивает дополнительное увлажнение почв в летний период, что создает благоприятные условия для существования локальных участков луговой растительности, не характерной в целом для аридных высокогорий.

Монгун-Тайгинский горно-тундровый опустыненный округ входит в Юго-Восточную Алтайскую горно-степную провинцию (Куминова и др., 1985). Положением горного массива в системе ландшафтных зон, геоморфологическими особенностями и структурной обособленностью территории обусловлены основные черты высотной поясности высокогорий Монгун-Тайги. Район относится к аридному горнотундрово-горностепному типу поясности (Седельников, 1987), однако имеет свои специфические особенности. Лесной пояс как целостное явление выпадает из структуры поясности, высокогорная растительность непосредственно контактирует с горными степями или по наиболее увлажненным северным склонам с лиственничными редколесьями.[1] При этом формируется переходная полоса, состоящая из своеобразных растительных сообществ — остепненных кобрезиевников, сочетающих в себе черты степной и высокогорной растительности. В литературе подобные сообщества трактуются как остепненные тундры и тундростепь (Красноборов, 1986). Нами рассматривалась не только плакорная растительность (определяющая тип высотной поясности), но и растительность горных речных долин с их крутыми склонами, резкой экспозиционной контрастностью, дифференциацией по степени увлажнения и теплообеспеченности. Мозаичность, дискретность растительных группировок речных долин, сменяющих друг друга в зависимости от высоты местности и микроклиматических условий, не позволяют объединить их в четко выраженные подпояса. Фитоценозы отличаются здесь видовым богатством и разнообразием. Эти особенности растительности высокогорных долин обусловливают своеобразие структуры высотной поясности массива Монгун-Тайга — сочетание аридного типа поясности с элементами альпийского и гольцового.

Проведенное нами детальное фитоценотическое обследование ключевого участка, охватывающего долину р. Правый Мугур (Чагодай-Оюк) от истоков до впадения в р. Мугур (правый приток р. Каргы) и прилегающие водоразделы, позволило выявить основные сообщества высокогорной растительности, аналоги которых отмечаются большинством исследователей в смежных регионах.

Долина р. Правый Мугур массива Монгун-Тайга, на наш взгляд, наиболее интересная и характерная в геоботаническом отношении среди других речных долин этого массива, располагается на северном макросклоне и простирается с юго-запада на северо-восток (протяженность — около 5 км, диапазон высот — 2300—3000 м над ур. м.). В верховьях реки она приобретает каньонообразный поперечный профиль, а ближе к месту слияния с р. Мугур расширяется, переходя в полого пониженное к северо-востоку моренное холмогорье.

Исходным материалом для анализа структуры растительного покрова исследуемой территории послужили 147 описаний растительности на ключевых участках. Всего зафиксировано 259 видов высших сосудистых растений, принадлежащих 43 семействам.

[1] Лиственничники в данной работе нами не рассматриваются, поскольку они не входили в район исследования.

Было выделено 35 различных по рангу синтаксонов, которые соответствовали различимым в природной обстановке растительным сообществам. При этом учитывались особенности структуры фитоценозов, доминантные виды и виды-индикаторы, которые не всегда имели высокие встречаемость и обилие.

При дальнейшей обработке выявилась степень сходства между выделенными фитоценозами и их ранг. Полученная классификация растительных сообществ несколько отличается от имеющихся в литературе, что можно объяснить и спецификой района.

На основании анализа связей между растительными сообществами нами были построены экологические ряды по отношению к термическим условиям, увлажнению, степени каменистости субстрата, экспозиции, абсолютной высоте. Все выделенные растительные сообщества были объединены в 4 экологических ряда: криоксерофильный, криогигрофильный, криомезофильный и пойменный. Последний включает в себя серию растительных ассоциаций, сменяющих друг друга в зависимости от абсолютной высоты и степени каменистости субстрата.

Криоксерофильный ряд

Сообщества этого ряда широко распространены в высокогорьях массива Монгун-Тайга и играют ведущую роль в структуре растительного покрова (рис. 1). Они занимают выровненные пространства (водоразделы, уплощенные вершины моренных холмов). Резкие суточные колебания температуры в вегетационный период, широкое развитие мерзлотных грунтов с практически отсутствующим снежным покровом приводят к формированию 1-ярусных сообществ, в которых высота растений достигает не более 10—15 см и контролируется температурой приземного слоя воздуха (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Общее проективное покрытие растительности не более 50 %.

Для всех сообществ данного ряда характерны ксероморфность облика растений и значительное участие петрофитов. Смена растительных сообществ в данном ряду обусловлена изменением теплообеспеченности местообитаний при примерно постоянном количестве влаги.

Разреженная криопетрофитная растительность занимает наиболее возвышенную часть высокогорий; ее проективное покрытие составляет не более 5 %. Располагается на прогреваемых склонах и в защищенных от ветра местах каменистых россыпей, скальных выходов, молодых моренных комплексов. Состав этих растительных сообществ достаточно однороден (*Waldheimia tridactylites,*[2] *Saxifraga oppositifolia, S. melaleuca, Crepis nana, Leiospora exscapa, Saussurea glacialis* и др.) и описан в литературе для Монгольского и Гобийского Алтая (Волкова, 1994)

Криофитные подушечники располагаются на высотах 3000 м над ур. м. и более, занимают пологие сильно щебнистые склоны северо-западной экспозиции. Проективное покрытие растительности в некоторых случаях достигает 40 %, однако растительный покров образует резко выраженные пятна, между которыми находятся участки щебня с накипными лишайниками. Местообитания криофитных подушечников характеризуются частым понижением температуры ниже 0 °С и выпадением твердых осадков в вегетационный период. Образование этой жизненной формы связано с наиболее суровыми природными условиями гор внутриконтинентальных областей, в исследуемом районе криофитные подушечники находятся на северном пределе своего распространения (Волкова, 1986; Растительные..., 1982). Характерными видами криофитных подушечников выступают *Sibbaldia tetrandra, Papaver pseudocanescens, Draba alpina, D. fladnizensis* и др.

Криоксерофитноразнотравные кобрезиевники — основные сообщества криоксерофильного ряда. В этом ряду от высокогорий к среднегорьям

---

[2] Латинские названия приводятся по работе С. К. Черепанова (1981).

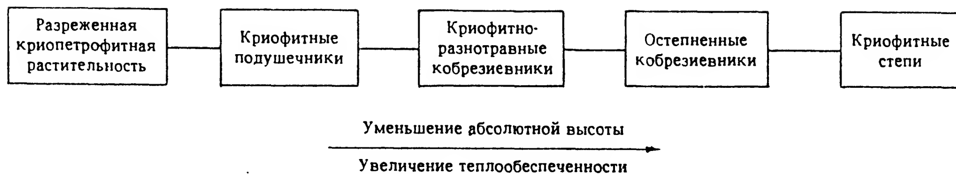


Рис. 1. Криоксерофильный ряд.

происходит постепенный переход от высокогорных ассоциаций к степным. Виды кобрезий (*Kobresia myosuroides, K. humilis*) представлены травянистыми дерновинными многолетниками ксероморфного облика, обладающими высокой экологической пластичностью (Банникова, 1978).

При обобщении литературных данных о сообществах аридных высокогорий с доминированием видов рода *Kobresia* были замечены существенные различия в терминологии и в классификации этих сообществ. Так, например, кобрезиевые ассоциации именуются кобрезиевыми тундрами (Куминова и др., 1985; Седельников, 1987), высокогорными пустошами (пустошными лугами) (Работнов, 1974), криофитными лугами (Толмачев, 1948; Банникова, 1978; Волкова, 1986; Карамышева, 1986), кобрезиевниками (высокогорной криоксерофитнотравяной растительностью) (Волкова, 1994). Б. А. Юрцев (1981) говорит о целесообразности выделения сообществ с доминированием видов родов *Kobresia* и *Carex*, которые широко распространены в высокогорных и горноарктических ландшафтах, в особый тип травяной криоксерофитной и криомезоксерофитной растительности.

В целом, большинство исследователей относят кобрезиевые ассоциации к тундрам или криофитным лугам. Однако при подробном фитоценотическом исследовании растительности района было выявлено, что сообщества с доминированием *Kobresia myosuroides* можно отнести к 3 типам растительности, достаточно четко отличающимся друг от друга, и к 3 различным рядам — криоксерофильному, криогигрофильному и криомезофильному.

Криоксерофитноразнотравные кобрезиевники представлены криофитноразнотравными кобрезиевниками и остепненными кобрезиевниками. Первые занимают обширные выровненные водоразделы, полого наклоненные с юго-запада на северо-восток, с щебнистыми мелкобугристыми поверхностями; проективное покрытие растительности около 30—40 %. Характерными чертами сообществ этого типа является низкотравность и ксероморфность. Доминантом в ассоциациях выступает *Kobresia myosuroides*, содоминантами часто являются *K. humilis* и, в наиболее увлажненных местах (термокарстовый рельеф), виды рода *Carex*. В целом характер разнотравья криофитный, его состав относительно устойчивый (*Smelowskia calycina, Polygonum viviparum, Oxygraphis glacialis, Saxifraga melaleuca, Eritrichium villosum* и др.). Остепненные кобрезиевники (доминирует *Kobresia myosuroides*) представлены рядом сообществ, различающихся по степени иссушения местообитаний, что отражается в смене содоминантов.

С нарастанием иссушения и уменьшением высоты сменяют друг друга следующие ассоциации.

1. Овсяницево (*Festuca kryloviana*)-кобрезиевые сообщества с криопетрофитным разнотравьем (*Aster alpinus, Dianthus versicolor, Bupleurum multinerve*).
2. Полынно(*Artemisia pycnorhiza*)-кобрезиевые сообщества с *Festuca kryloviana, Eremogone meyeri, Minuartia verna, Androsace bungeana.*
3. Полынно(*Artemisia frigida*)-кобрезиевые сообщества с *Festuca lenensis, Chamaerhodos altaica, Potentilla sericea.*

Для всех 3 типов сообществ характерны щебнистые местообитания: в основном это уплощенные вершины моренных холмов или гребневые части моренных гряд, слагающих древние моренные комплексы в долинах рек и в выровненном холмистом среднегорье. Сообщества закономерно сменяют друг друга при продвижении вниз по долине. Например, овсяницево-кобрезиевые ассоциации располагаются в диапазоне высот 2550—2650 м и отмечаются на этой же высоте в соседних долинах.

Ассоциации остепненных кобрезиевников различаются по степени участия степных видов; последняя ассоциация в ряду остепненных кобрезиевников наиболее близка фитоценозам криофитных степей.

Особенности сообществ криоксерофитноразнотравных кобрезиевников не позволяют, на наш взгляд, отнести их ни к ценозам степей, ни к тундрам, ни к лугам. Нельзя их рассматривать и как «тундростепи» (Красноборов, 1986), поскольку в структуре ассоциаций отсутствует тундровый элемент (карликовая береза, шпалерные кустарнички и др.).

Криофитные степи представляют собой переходную полосу от высокогорных кобрезиевников к настоящим степям. Они являются характерной особенностью высотной поясности аридных высокогорий Монголии (Юнатов, 1950; Волкова, 1986; Волкова, 1994). Криофитные степи выделяются в диапазоне высот 2300—2450 м, их нижний предел маркирует границу высокогорной растительности данного региона. Криофитные степи занимают относительно выровненные сильнощебнистые среднегорья с холмисто-моренным сглаженным рельефом. Растительный покров прерывистый, с практически однородным видовым составом и большим количеством петрофильных видов (*Eritrichium pauciflorum, Androsace bungeana, A. dasyphylla, Stellaria petraea, Alyssum obovatum, Clausia aprica* и др.). Преобладают *Artemisia frigida* и *Festuca lenensis,* с участием *Kobresia myosuroides* и *Koeleria altaica.*

Криогигрофильный ряд

Криогигрофильный ряд состоит из тундровых ценозов, занимающих значительные площади в районе (рис. 2). Бо́льшая часть тундровых сообществ занимает довольно крутые склоны долины (каньона), образуя своеобразные полосы. Однако их распределение связано не столько с определенным высотным интервалом, сколько с наличием конкретных геоморфологических и микроклиматических условий, обеспечивающих повышенное увлажнение местообитаний. Так, например, для долин северного макросклона массива Монгун-Тундра «тундровыми» можно назвать северо-западные склоны каньонообразных долин и склоны близких экспозиций. Они являются «теневыми» из-за ограниченного поступления солнечной радиации. В большинстве случаев эти склоны переувлажнены, поскольку почвенная влага сезонниоттаивающих мерзлотных грунтов сохраняется ввиду низкой испаряемости.

Исходя из особенностей территориального распределения тундровых сообществ можно сделать вывод, что они имеют подчиненное положение по отношению к сообществам криоксерофильного ряда из-за специфических климатических условий массива (небольшое количество зимних осадков и неравномерное увлажнение склонов различных экспозиций).

В целом тундровые растительные сообщества характеризуются сомкнутым напочвенным покровом и более разнообразным видовым составом по сравнению с сообществами криоксерофильного ряда. Они развиваются на горно-тундровых почвах со слабо выраженным профилем. В криогигрофильном ряду выделяются 3 типа тундровых сообществ: шпалерно-кустарничковые, травянистые и ерниковые тундры.

Шпалернокустарничковые тундры состоят из сообществ со шпалерным кустарничком *Dryas oxyodontha,* имеющим стелющуюся форму и образующим сплошной растительный покров. Этот вид хорошо адаптирован к экстремальным климатическим условиям, в частности к сильным ветрам, значительным перепадам температур воздуха в вегетационный период и к мерзлотным грунтам (Растительные..., 1982). Шпалернокустарничковые тундры представлены дриадовыми и дриадово-кобрезиевыми ассоциациями (которые различаются по смене доминанта), образующими 2 четкие полосы, особенно хорошо выраженные на северо-западном склоне долины (занимают его почти полностью). Первые располагаются в местообитаниях с повышенной щебнистостью, обусловливающей хороший дренаж, и приурочены в основном к верхним, достаточно крутым частям склонов (влага здесь не

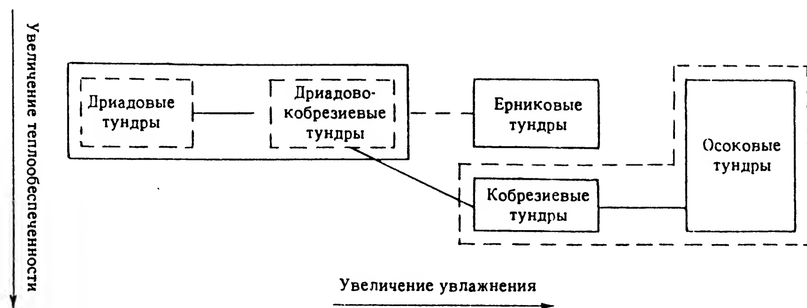


Рис. 2. Криогигрофильный ряд.

задерживается). Вторые развиваются при большем увлажнении, образуют полосу ниже дриадовых тундр (на склонах юго-восточной экспозиции их практически нет) и приурочены к более пологим склонам, где влага задерживается лучше. Для шпалернокустарничковых тундр характерно низкое видовое разнообразие, криофитный характер разнотравья (*Polygonum viviparum, Papaver nudicaule, Pedicularis uliginosa*), достаточно однородная структура сообществ.

Травянистые тундры отличаются более широким распространением, флористически тесно связаны с другими членами криоксерофильного и криомезофильного рядов. Они представлены кобрезиевыми и осоковыми ассоциациями.

Кобрезиевые тундры значительно отличаются от сообществ криоксерофитных кобрезиевников несмотря на то, что у них общий доминант — *Kobresia myosuroides*. Несомненна их генетическая связь, что подтверждается сходностью характеристик местообитаний и тех, и других. Кобрезиевые тундры приурочены к холмисто-западинному рельефу, широко распространенному в выположенной части долины. Они располагаются по склонам холмов и в понижениях между ними, соседствуя с остепненными кобрезиевниками (на вершинах холмов). В отличие от последних для кобрезиевых тундр характерны достаточное увлажнение (иногда повышенное — в этих случаях содоминантами выступают виды рода *Carex*), которое обеспечивается сезонным оттаиванием мерзлотных грунтов, и высокое проективное покрытие (до 90 %). Видовой состав разнотравья также существенно отличается от такового кобрезиевников криоксерофильного ряда — в основном это виды, характерные для тундровых сообществ (*Polygonum viviparum, Schulzia crinita, Saxifraga hirculus, S. cernua, Pedicularis uliginosa, Gentiana algida, G. azurea, Lomatogonium carinthiacum* и др.).

Исходя из перечисленных особенностей кобрезиевых тундр мы рассматриваем их внутри криогигрофильного ряда. Однако при этом необходимо подчеркнуть их отличие от других тундровых сообществ: более широкое территориальное распространение, независимость от экспозиции, заметное сходство с растительными сообществами криоксерофильного ряда. На наш взгляд, их также нельзя сопоставить с «тундростепями», поскольку в структуре кобрезиевых тундр отсутствует степной элемент. Несомненно, что тундровые кобрезиевники наряду с криоксерофитными кобрезиевниками составляют основу растительного покрова исследуемого региона.

Осоковые тундры не имеют столь значительного распространения, как кобрезиевые тундры. Их площадное распределение приурочено к увлажненным местообитаниям и не связано с определенными высотами. Выделены 3 ассоциации по составу доминантов и содоминантов, что отражает смену экологических условий (в данном случае это степень заболачивания, которая обусловливается близостью мерзлотного горизонта как водоупора на выровненных поверхностях).

С уменьшением степени заболачивания сменяются следующие ассоциации.

1. Заболоченные осоковые тундры (*Carex melanantha, C. orbicularis, Eriophorum polystahion, Saxifraga hirculus*), практически без разнотравья. (Подножия коренных склонов, термокарстовый рельеф, высокогорные болота. Переувлажненные местообитания, плохой дренаж).

2. Заболоченные разнотравно-осоковые тундры (*Carex sempervirens* s. l., *C. melanantha, Polygonum viviparum, Claytonia joanneana*). (Склоны. Дренаж умеренный).

3. Ивково-осоковые тундры (*Carex stenocarpa, Salix reticulata, S. turczaninovii, Rhodiola rosea*). (Пролювиальные шлейфы, осыпи, галечники. Проточное увлажнение, хороший дренаж).

Ерниковые тундры не образуют самостоятельного подпояса и имеют четко выраженную приуроченность к понижениям микрорельефа и пологим склонам, где задерживается снег. Они встречаются локальными участками по склонам северо-восточной и восточной экспозиции в диапазоне высот 2450—2500 м, на юго-восточном борту долины, 2500—2800 м — на северо-западном. Ерниковые тундры с доминирующим видом *Betula rotundifolia* резко отличаются от других кустарниковых сообществ территории криофитным характером разнотравья и обедненным видовым составом (*Festuca ovina* subsp. *sphagnicola, Poa altaica, Carex stenocarpa, Polygonum viviparum, Thalictrum alpinum, Empetrum nigrum, Arctous alpina*). Сообщества ерниковых тундр флористически наименее связаны с остальными тундровыми сообществами в силу своей специфичности, однако включены нами в горно-тундровый высокогорный подпояс.

Криомезофильный ряд

Криомезофильный ряд включает в себя в основном сообщества лугового типа растительности, которые образуют полосу разнотравных лугов и кустарников (рис. 3). Сообщества этого ряда приурочены к определенной высоте и практически полностью располагаются на крутых склонах восточной экспозиции. Распространение их связано с оптимальным сочетанием микроклиматических и геоморфологических факторов. Экстремальные условия аридных высокогорий лимитируют развитие луговой растительности, которая имеет на территории района небольшую площадь и прерывистое распределение.



Рис. 3. Криомезофильный ряд.

Выделяются 3 основных типа растительных сообществ: луговые, субальпинотипные луговые и кустарниковые сообщества, растительность скал и осыпей.

Луговая растительность подразделена на 3 группы.

Хионофильные альпинотипные луга являются специфическим компонентом высокогорной растительности региона. Местообитания их характеризуются повышенным снегонакоплением: нивальные ниши, периферийные части снежников, стаивающих в течение лета. Это обеспечивает обильное увлажнение почв, которые обычно хорошо дренированы и не заболачиваются. Хионофильные альпинотипные луга упоминаются во многих работах по сопредельным территориям, при этом они именуются «мелкотравными альпийскими лугами», «нивальными альпийскими лугами» (Куминова и др., 1985; Волкова, 1994). Мы используем термин В. П. Седельникова (1987). Эта группа ассоциаций наименее связана с остальными луговыми сообществами и во флористическом отношении, и по местообитанию. Хионофильные альпинотипные луга подразделяются на ассоциации по индикаторному виду, который не всегда выступает доминантом в структуре сообщества, но отражает изменение характера местообитания.

Выделяются следующие 4 ассоциации.

1. С *Hegemone lilacina* — на высотах 2910—2940 м над ур. м., на крутых склонах северо-восточной экспозиции (вне долины реки, склон водораздела левого борта).
2. С *Viola altaica* — в нивальных нишах в привершинной части крутого юго-восточного склона на высотах 2600—2690 м. Ассоциация отличается устойчивым флористическим составом.
3. С *Saxifraga sibirica* — на осыпных увлажненных склонах юго-восточной экспозиции в среднегорном поясе на высотах 2400—2450 м.
4. С *Ranunculus altaicus* — на щебнистых субстратах увлажненных осыпей в высокогорье (2550—2700 м) и щебнисто-глинистых склонах высоких пойм в среднегорном поясе (2350—2430 м). Сообщества этой ассоциации не имеют четкой экспозиционной приуроченности, часто соседствуют с сообществами ассоциации с *Viola altaica,* иногда местообитания связаны с временными водотоками.

Криофитноразнотравные луга встречаются небольшими изолированными участками связаны в основном с прогреваемыми склонами хорошо увлажненных ложбин стока. Они отличаются высокой видовой насыщенностью, сочетанием в составе сообществ криофильного и криомезофильного разнотравья, отсутствием четко выраженных доминантов. Преобладают *Saxifraga sibirica, Draba sibirica, Aster alpinus, Trollius asiaticus, Dracocephalum grandiflorum, Gentiana grandiflora, G. uniflora,* виды осок. Сообщества имеют высокотравный облик, образуют сомкнутый покров.

Овсяницево-кобрезиево-разнотравные луга формируют четко выраженную полосу на хорошо прогреваемом и достаточно крутом склоне юго-восточной экспозиции (2500—2700 м над ур. м.), что обеспечивает оптимальное увлажнение и хороший дренаж почв. Данные сообщества располагаются ниже полосы дриадовых тундр и имеют четкую границу с ними при переходе крутой верхней части склона в более пологую среднюю часть. Они отличаются экспозиционной обусловленностью (приурочены строго к юго-восточным склонам) и высоким проективным покрытием (90—100 %).

Эта группа сообществ рассматривалась нами первоначально как вариант травянистых тундр. Однако видовое разнообразие и обилие мезофитов позволили выделить овсяницево-кобрезиево-разнотравные луга (сочетающие в себе особенности высокогорной криофитной растительности и субальпинотипных сообществ) в составе криомезофильного ряда.

При поиске аналогов этой ассоциации (содоминантом выступает *Kobresia myosuroides*) в литературе был встречен термин «кобрезиевые луга». Однако сообщества, названные этим термином, ближе к нашим криоксерофитноразнотравным кобрезиевникам, рассмотренным выше.

Субальпинотипная луговая и кустарниковая растительность. Развитие субальпинотипных лугов в горах обусловлено климатически и связано с большим количеством осадков (1000 мм и более), мощным снежным покровом (80—150 см) и хорошим дренажем почв (Седельников, 1987). При таких

условиях луга становятся поясным явлением, характерным для альпийского типа высотной поясности гумидных высокогорий.

Субальпинотипные луга выделяются в структуре высотной поясности северо-западных районов Алтае-Саянской горной области (Седельников, 1987). На территории Монголии они имеют крайне ограниченное распространение (Волкова, 1994). Присутствие субальпинотипных сообществ в структуре растительного покрова высокогорий Монгун-Тайги в изученной литературе не отмечено. Нами они выделяются, хотя занимают небольшие площади и имеют прерывистое распространение. Субальпинотипные сообщества на исследуемой территории приурочены к депрессиям речных долин с глубоким врезом и крутыми склонами.

В целом климатические условия массива (малое количество атмосферных осадков, отсутствие устойчивого снежного покрова и низкие температуры в зимний период, широкое развитие многолетней мерзлоты) неблагоприятны для развития субальпинотипной растительности. Эти сообщества описаны нами на юго-восточных крутых склонах речных долин на высотах 2550—2750 м. Местообитания характеризуются относительно устойчивым температурным режимом, защищенностью от ветров, оптимальным увлажнением за счет сезонного оттаивания мерзлотных грунтов и одновременно хорошего дренажа, обусловленного крутизной склонов.

Субальпинотипные сообщества представлены 2 типами растительности: субальпинотипными закустаренными лугами и субальпинотипной кустарниковой растительностью. Они тесно связаны между собой флористически и по местообитанию: закустаренные луга занимают выпуклые части склонов, а кустарники — вогнутые участки и микропонижения. В целом они соседствуют и границы провести довольно трудно.

Флористический состав субальпинотипной растительности высокогорий Монгун-Тайги несколько отличен от субальпинотипных сообществ сопредельных территорий (Куминова и др., 1985; Седельников, 1987). Сопоставлять субальпинотипные фитоценозы даже соседних регионов трудно, поскольку они не имеют строго определенного флористического состава (Толмачев, 1958) из-за своего переходного характера.

Закустаренные луга имеют наибольшее видовое разнообразие по сравнению с остальными сообществами: здесь заметное участие принимают бореальные виды. Специфическая особенность этих сообществ — отсутствие четко выраженных доминантов. Среди трав преобладают *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola, F. kryloviana, Poa altaica, Galium verum, Polygonum viviparum, P. bistorta, Dracocephalum grandiflorum, Sajania monstrosa, Senecio asiatica, Campanula rotundifolia, Potentilla gelida, Pachypleurum alpinum* и др. Видовой состав кустарников тоже разнообразен, доминанты не выделяются: *Betula rotundifolia, Juniperus pseudosabina, Spiraea alpina, S. media, Pentaphylloides fruticosa, Salix glauca, S. saposhnikovii* и др.

Субальпинотипная кустарниковая растительность представлена разнотравными ерниками, арчевниками и ивняками; она заметно отличается от кустарниковых тундр. Разнотравье образует второй структурный ярус и генетически связано с таковым закустаренных лугов.

Ерники разнотравные с *Betula rotundifolia* имеют наибольшее распространение среди субальпинотипных кустарников, характеризуются устойчивым флористическим составом (постоянны и характерны *Spiraea alpina, Festuca ovina* subsp. *sphagnicola, Poa altaica, Carex stenocarpa, Pyrola rotundifolia, P. incarnata, Aconitum decipiens, A. leucostomum, Trollius asiaticus, Gastrolychnis tristis, Dracocephalum grandiflorum, Swertia obtusa, Senecio turczaninovii, Hedysarum austrosibiricum* и др.). Арчевники разнотравные с *Juniperus pseudosabina* имеют близкий к ерникам видовой состав разнотравья. Ивняки разнотравные с *Salix glauca* занимают более высокое гипсометрическое положение (2600—2750 м) по отношению к остальным кустарниковым ассоциациям. В них внедрены хионофильные альпинотипные луга, поэтому видовой состав разнотравья несколько отличается (*Festuca kryloviana, Geranium albiflorum, Schulzia crinita, Trollius asiaticus, Dracocephalum grandiflorum, Saxifraga sibirica, Aster alpinus*, несколько видов кустарничковых ив).

Особенности территориального распространения (приуроченность к склонам определенной экспозиции и крутизны, зависимость от микрорельефа, ограниченность по площади) и флористического состава (сочетание криофитов, мезофитов и ксерофитов) свидетельствуют о том, что субальпинотипную растительность нельзя рассматривать как четко выраженный элемент структуры высотной поясности высокогорий Монгун-Тайги. Однако она является специфической особенностью растительности исследуемого региона.

Растительность скал и осыпей рассматривается в геоботанических работах обычно как несформированная растительность, не включается в классификации и экологические ряды. Она приурочена к выходам коренных пород, слабозадернованным осыпным склонам и распространена локально. Однако на исследуемой территории она подразделяется и по высотному признаку, отражая высотную поясность.

Многие подобные ассоциации состоят из пионерных видов, которые первыми занимают свежие осыпные склоны и пролювиальные шлейфы. Но наряду с этими видами в ассоциациях скал и осыпей большую роль играют петрофиты, свойственные определенным диапазонам высот. Кроме того, значительная часть группировок имеет высокое проективное покрытие растительности (до 90 %), приуроченность к склонам определенной высоты и экспозиции. Растительность скал и осыпей рассматривается нами внутри криомезофильного ряда. По поясному принципу выделяются сообщества скал и осыпей горно-тундрового пояса, приуроченные к диапазону высот 2590—2700 м и связанные с выходами коренных пород, а также сообщества скал и осыпей горно-степного пояса, приуроченные к высотам 2380—2490 м и связанные с крутыми осыпными склонами юго-восточной экспозиции.

Сообщества скал и осыпей горно-тундрового пояса включают в себя: 1) петрофитноразнотравные разреженные группировки с проективным покрытием не более 20 %, с характерными видами *Biebersteinia odora, Rhodiola coccinea, Paraquilegia microphylla;* 2) ивково-петрофитноразнотравные сообщества с проективным покрытием 60—70 %, занимающие скалистые склоны северо-восточной экспозиции (*Polemonium pulchellum, Papaver nudicaule, Saxifraga sibirica, Salix turczaninovii, S. reticulata, S. vestita*).

Сообщества скал и осыпей горно-степного пояса включают в себя: 1) разреженные закустаренные группировки с проективным покрытием не более 30—40 %, приуроченные к местообитаниям с нарушенным почвенным покровом; характерные виды — *Thymus mongolicus, Pentaphylloides fruticosa, Dracocephalum bungeanum, Lagopsis marrubiastrum, Ziziphora clinopodioides;* 2) высокотравные петрофитные сообщества с проективным покрытием 80—90 %, распространенные по крутым юго-восточным склонам, отличающиеся высокой видовой насыщенностью и участием бореальных видов. Преобладают *Aster alpinus, Carex stenocarpa, Dracocephalum nutans, Aconitum anthoroideum* и др.

Пойменный ряд

Пойменный ряд рассмотрен отдельно в связи с его специфическими особенностями и экологической обособленностью (рис. 4). Смена сообществ в пойменном ряду связана с изменениями определенных экологических факторов; наиболее существенный из них — изменение каменистости субстрата, что обусловливает степень участия в растительных сообществах петрофитных видов. Выделяются 2 группы сообществ.

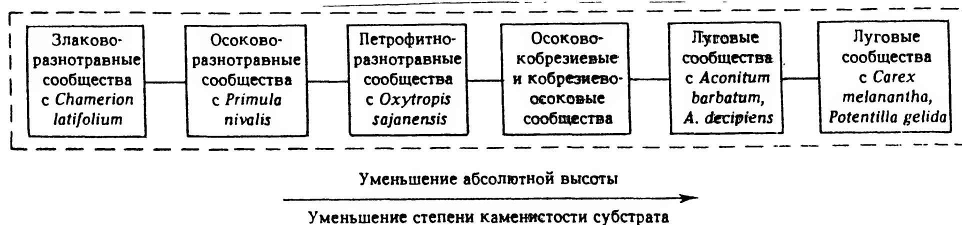


Рис. 4. Пойменный ряд.

Петрофитная растительность пойм. Сообщества этой группы занимают обширные, периодически затопляемые каменистые пространства размытых водно-ледниковых и ледниковых отложений, размытые щебнистые пролювиальные шлейфы, аллювиальные галечники.

Группа включает в себя: 1) злаково-разнотравные сообщества с *Chamerion latifolium* и с низким проективным покрытием (до 15 %); широко распространены в высокогорьях на грубообломочном и галечниковом субстрате; 2) осоково-разнотравные сообщества с *Primula nivalis*, располагающиеся по периферии стаивающей наледи, что обеспечивает постоянное подточное холодное увлажнение и хороший дренаж за счет аллювиальных галечников. Проективное покрытие не более 30 %; 3) петрофитно-разнотравные сообщества с *Oxytropis sajanensis* (проективное покрытие около 50 %), распространенные в выровненной каменистой части долины. Чаще всего встречаются *Papaver nudicaule, Trifolium eximium, Kobresia myosuroides;* 4) осоково-кобрезиевые и кобрезиево-осоковые сообщества (проективное покрытие около 70 %), занимающие широкую каменистую пойму в среднем течении реки.

Луговая растительность пойм. Сообщества этой группы характеризуются более сомкнутым растительным покровом, замещением петрофитных видов мезофитными (луговыми и лесными). Они приурочены к среднегорьям, представлены злаково-разнотравными с *Aconitum barbatum* и *A. decipiens* и лапчатково-осоковыми ассоциациями с *Carex melanantha, Potentilla gelida*. Последние характеризуются крайне обедненным видовым составом и увлажнением местообитаний до заболачивания.

В целом на исследованной территории представлены следующие типы растительности: криофитные подушечники, криоксерофитноразнотравные кобрезиевники, тундры, альпинотипные и субальпинотипные луга и кустарники, криофитные степи.

Криофитные подушечники встречаются небольшими участками на территории массива, располагаются в нивальном поясе на высотах более 3000 м. Характерной их особенностью является строгая приуроченность к пологим склонам северо-западной экспозиции.

Криоксерофитноразнотравные кобрезиевники выступают главным компонентом высотной поясности аридных высокогорий. Они занимают выровненные пространства и пологие склоны, имеют наибольшее территориальное распространение. На высотах 2300—2400 м кобрезиевники сменяются криофитными степями, образуя целый ряд переходных сообществ (остепненные кобрезиевники).

Тундры, свойственные гольцовому типу поясности гумидных и семиаридных высокогорий юга Сибири, занимают сравнительно небольшие площади на территории массива и располагаются в основном по долинам рек. Для северного макросклона массива Монгун-Тайга «тундровыми» можно назвать крутые склоны троговых долин северо-западных и северных экспозиций, на которых дриадовые, дриадово-кобрезиевые и осоковые тундровые сообщества последовательно сменяют друг друга, образуя своеобразные полосы. Кобрезиевые тундры широко распространены в среднегорье и приурочены к холмисто-западинному моренному рельефу в нижних частях долин.

Луга, характерные для альпийского типа высотной поясности, имеют подчиненный характер и небольшое распространение на территории массива. Хионофильные альпинотипные луга располагаются в нивальном поясе гор изолированными участками, приуроченными к стаивающим за лето снежникам. Субальпинотипные луга и кустарники занимают исключительно склоны долин юго-восточной и южной экспозиции, где формируются благоприятные условия для их существования. Эти сообщества встречаются фрагментарно и их местообитания связаны с наиболее теплообеспеченными и увлажненными участками склонов.

Своеобразие исследуемого района и его отличие от высокогорий сопредельных территорий состоит в сочетании всех вышеперечисленных типов высокогорной растительности, в образовании переходных сообществ между ними.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова И. А. Высокогорный разнотравно-кобрезиевый луг в Восточном Хангае // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 93—98.

Волкова Е. А. Высокогорная растительность хребтов Южной Монголии // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 105—109.

Волкова Е. А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб., 1994. 130 с.

Карамышева З. В. Основные черты высокогорной растительности МНР // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 121—127.

Красноборов И. М. О «тундростепях» на юге Средней Сибири // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 131—137.

Куминова А. В., Седельников В. П., Маскаев Ю. М. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. 254 с.

Москаленко И. Г., Селиверстов Ю. П., Чистяков К. В. Горный массив Монгун-Тайга. Опыт эколого-географической характеристики. СПб., 1993. 94 с.

Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л., 1984. 124 с.

Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М., 1980. 187 с.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. 208 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1987. 221 с.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180.

Толмачев А. И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. С. 369—383.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Чистяков К. В., Селиверстов Ю. П., Москаленко И. Г. и др. Проблемы устойчивости внутриконтинентальных горных ландшафтов в изменяющемся мире. СПб., 1994. 94 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1950. 223 с.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск, 1981. 168 с.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 20 VI 1996

SUMMARY

The paper is devoted to the analysis of the structure of the vegetation cover of Mongun-Taiga high mountains. This region is of great geobotanical interest due to its position at the boundary of the arid Central-Asian and more humid South Siberian high mountains. Detailed phytocoenotic invesigations of the key-plot (the river valley of Pravyi Mugur) allowed to identify the main plant communities and to group them to four ecological series, cryoxerophilous, cryohygrophilous, cryomesophilous and flood-plain ones. The specific features of the region is the combination of different highmountain vegetation types and the formation of specific transitional types of plant communities.

УДК 581.148.5 : 582.772.2 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 10

© Г. Г. Левин

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ФАКТОРАХ СТАРЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ ЛИСТЬЕВ *ACER PLATANOIDES* (*ACERACEAE*)

G. G. LEVIN. SOME DATA ON FACTORS OF SENESCENCE AND COLOUR CHANGES OF *ACER PLATANOIDES* (*ACERACEAE*) LEAVES

Изучали влияние блокады оттока ассимилятов и вариаций влажности листьев *Acer platanoides* на их старение и изменение окраски. Наблюдения проводили над неотделенными целыми листьями и над листьями с надрезами, сделанными в разные сроки в течение сезона вегетации. Установлены различия в изменении окраски поврежденных и неповрежденных листьев. Реакция окраски листьев на травмы меняется в процессе их старения. Показано возникновение градиентов окраски над надрезами. Выявлены различия в сроках, а нередко и в характере изменения окраски в надводной и подводной частях погруженных в воду отделенных листьев. В опытах обнаружена критическая фаза старения листьев, когда изменения их окраски происходят очень быстро — за 1—2 сут и менее.

Старению листьев растений посвящено много работ (см. обзоры: Tomas, Stoddart. 1980; Stoddart, Thomas, 1982). В этом процессе наряду с другими факторами большую роль играет водный режим листьев, а также динамика образования и оттока ассимилятов. Целью данной работы было изучение влияния блокады оттока ассимилятов и вариаций влажности листьев на их старение и изменение окраски.

Материал и методика

Изучали листья клена остролистного *Acer platanoides* L. Наблюдения проводили в течение ряда лет (особенно подробные — в 1989 и 1990 гг.) в частично застроенной парковой зоне Санкт-Петербурга. Исследовали целые листья разных размеров, возраста и ярусов годичных побегов (удлиненных и укороченных). Кроме того, для изучения влияния блокады оттока ассимилятов и водоснабжения тканей листа у зеленых листьев (без отделения от ветвей) в разные сроки (с июня по октябрь включительно) делали поперечные надрезы пластинки. Надрезы были разной длины и пересекали разное число крупных радиальных жилок 1-го порядка (отходящих в зоне черешка) (рис. 1). В ряде случаев делали несколько коротких надрезов, разъединенных участками неповрежденных тканей; каждый короткий надрез пересекал одну из радиальных жилок и соседние с ней участки листа (рис. 1, *2*). У некоторых листьев были сделаны округлые вырезы, пересекавшие хотя бы одну крупную радиальную жилку (рис. 1, *4*). Участки над надрезами имели связь с неповрежденной частью листа.

Провели также наблюдения над листьями, у которых в разные сроки, с августа по октябрь, были надломаны черешки или несущие их стебли.

Для выяснения роли вариаций влажности в старении листа и изменении его окраски были поставлены опыты в закрытом помещении с листьями разного возраста, отделенными от стебля и частично погруженными в воду. Такие опыты позволили изучить влияние влагообеспеченности на изолированные листья. Отделенные от стеблей зеленые листья и листья с более или менее измененной окраской брали в разные сроки (в августе, сентябре и октябре). Листья или их продольные половинки (с центральной жилкой и узкой полосой ткани за ней) помещали в стеклянные сосуды и погружали в воду на 1/4—1/3 длины пластинки (черешки у крупных листьев обрезали на 3/4 их длины). Некоторые листья прижимали к стенке сосуда, что обеспечивало их смачивание в надводной части почти до верхушки. Старые листья в условиях опытов жили недолго, а более или менее зрелые — нередко дольше, чем в природе. Для устранения перегрева и чрезмерной инсоляции летом сосуды с листьями помещали на рассеянный свет. Сопоставляли скорость и характер старения.

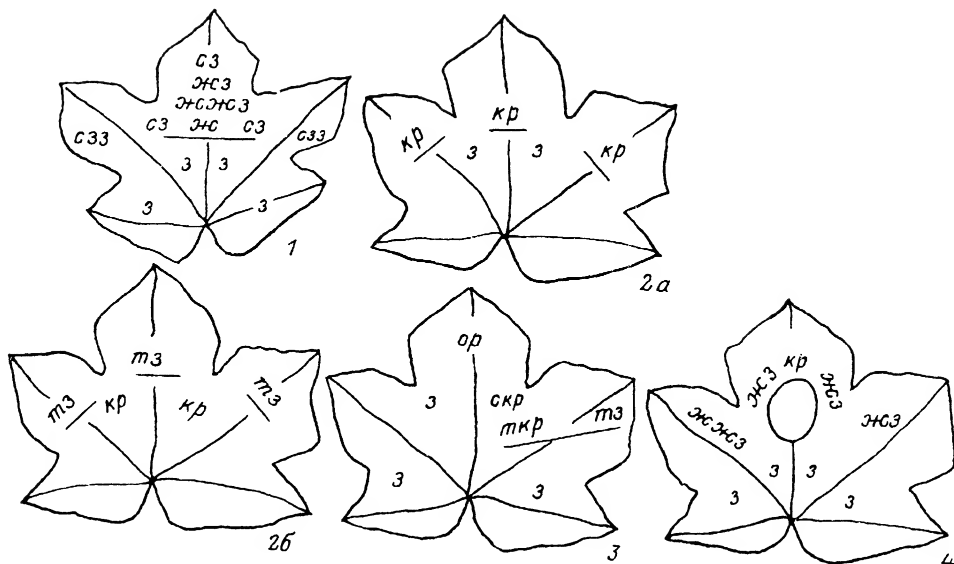


Рис. 1. Влияние надрезания листовых пластинок *Acer platanoides* на изменение их окраски.

1 — лист в сентябре с горизонтальными надрезами, сделанными в конце июля. Показаны 5 крупных радиальных жилок. Надрез пересекает центральную жилку. От центра надреза вверх — градиент окраски от желтой до светло-зеленой, от центра влево, вправо и вниз — от желтой до зеленой. *2а, 2б* — листья с 3 надрезами: *а* — надрезы сделаны в августе, над ними в конце сентября отмечены красные участки; *б* — надрезы сделаны в конце сентября (или в первой половине октября), над ними в октябре отмечены темно-зеленые участки. *3* — лист в начале октября с наклонным надрезом, пересекающим правую жилку, сделанным в августе. Над надрезом и вне его появились 2 градиента окраски: горизонтальный — от темно-зеленого к темно-красному и зеленому, вертикальный — от темно-красного к светло-красному и оранжевому. *4* — лист в конце сентября с округлым вырезом, сделанным в августе, пересекающим центральную жилку. Над вырезом появился красный участок, слева и справа от него — желто-зеленые, остальная часть листа еще зеленая. Окраска листьев: *ж* — желтая, *жжз* — желто-зеленоватая, *жз* — желто-зеленая, *з* — зеленая, *кр* — красная, *ор* — оранжевая, *сз* — светло-зеленая, *сзз* — светловато-зеленая, *скр* — светло-красная, *тз* — темно-зеленая, *ткр* — темно-красная.

изменения окраски и отмирания листьев в надводной и подводной частях пластинки, которые находились в условиях различного водно-воздушного режима. Сравнивали результаты, полученные при изучении листьев, отделенных и не отделенных от растения.

В течение ряда лет также изучали старение и изменение окраски листьев в природе и в опытах у сирени венгерской *Syringa josikaea* Jacq. fil., боярышника *Crataegus sanguinea* Pall., кизильника *Cotoneaster* sp., свидины *Swida alba* (L.) Opiz, вяза *Ulmus laevis* Pall. и других растений. В том числе для выяснения роли блокады оттока ассимилятов в изменении окраски листьев свидины кольцевали (т. е. снимали кору кольцом 2—3 см шир.) стебли годичных побегов (над базальными листьями или выше) и верхушки ветвей, несущих несколько годичных побегов.

В работе приведены выборочные данные многочисленных наблюдений и опытов.

Результаты и их обсуждение

В природе изменение окраски и опадение части листьев *Acer platanoides* происходит уже во второй половине мая и в июне. В это время опадают некоторые зеленые листья без заметных признаков старения, крупные и мелкие (с пластинкой не более 10—12 см дл.), светло-зеленые и пожелтевшие. В июле листьев падает меньше, в августе интенсифицируется опадение желтых и зеленых листьев разных размеров. В сентябре этот процесс еще более усиливается.

Массовое пожелтение и покраснение листьев *A. platanoides* происходит в основном во второй половине сентября и в октябре. Для клена, как и других древесных

растений, очень характерны локальные изменения окраски листа, например, пожелтение или покраснение одних участков пластинки при более длительном сохранении зеленой окраски в других, либо пожелтение одних участков и покраснение других. Положение и размеры зон разной окраски варьируют.

Так, в сентябре у многих листьев желтеют базальные части пластинки и краснеют ее края и верхняя часть. У некоторых листьев вдоль более крупных жилок появляются светло-зеленые, желтые или светло-красные полосы на зеленом фоне, а края пластинки краснеют. Нередко нижняя половина пластинки еще сохраняет зеленую окраску, а верхняя краснеет. У других листьев покраснение начинается в базальной части пластинки и в ее центре, а края и верхушка еще сохраняют зеленую окраску. Иногда у зеленых листьев светло-зеленые и желтые зоны появляются по краям пластинки.

В конце сентября и в октябре часто встречаются листья с зеленой верхушкой (или зелеными верхними лопастями) и с желтой остальной частью пластинки или с зеленой верхушкой, красной средней частью и желтой нижней. Стабилизация зеленой окраски в верхней части листа, по моим данным, может вызываться сильным понижением влажности (вследствие сильного старения), так как при увлажнении окраска этой части обычно изменяется. О сильном старении говорит нередко быстрый переход (за несколько дней) зеленой окраски в очень темно-зеленую или коричневую. Следовательно, более длительное сохранение зеленой окраски в нижней части листьев надо объяснить ее более слабым старением и более высокой влажностью, а длительное сохранение зеленой окраски в верхней части листьев — быстрым старением и сильным понижением влажности. При сильном понижении влажности всего листа он может целиком сохранить зеленую окраску (а затем побуреть). Такие листья часто остаются зелеными до морозов, но при смачивании светлеют, желтеют или краснеют.

Сроки изменения окраски листьев (светления — до светло-зеленой и светло-зеленоватой окраски, пожелтения и покраснения) значительно варьируют в зависимости от возраста деревьев и несущих листья ветвей, возраста и яруса листьев (на годичном побеге). По мере старения деревьев и их ветвей старение листьев и изменение их окраски происходят все раньше.

При надрезании пластинки у молодых, зрелых и не очень старых листьев изменения окраски в зонах, расположенных над надрезами, происходят раньше, чем в остальных частях. У некоторых листьев различия в сроках изменения окраски над и под надрезами могут достигать 2—3 недель и более. Этот промежуток времени сокращается по мере увеличения возраста листа в момент надреза, а при длинных надрезах, сделанных во второй половине сентября и в начале октября, он отсутствует. Это объясняется тем, что в сентябре—октябре у большинства листьев происходит изменение окраски вследствие естественного старения. При естественных разрывах листовой пластинки также отмечено более раннее посветление, пожелтение и покраснение в зонах, расположенных над разрывами.

При более ранних надрезах (в июне, июле, а нередко и в августе) участки над ними долго сохраняют зеленую окраску. Это следует объяснить передвижением воды к участкам над надрезами по апопласту и поперечным жилкам, отходящим от неповрежденных крупных радиальных жилок. Посветление и пожелтение участков над надрезами обычно начиналось в конце августа и усиливалось в сентябре (рис. 1, *1*). Покраснение над надрезами у ряда листьев отмечено с первой декады сентября. При надрезании пластинки в августе и в сентябре изменения окраски обычно происходили в сентябре и октябре.

Чем позже надрезали листовые пластинки, тем сильнее сокращался период от надреза до изменения окраски над ним. Следовательно, по мере старения листьев изменение окраски после надреза наступает быстрее. Однако при поздних надрезах (во второй половине сентября и в октябре) наблюдалась стабилизация зеленой окраски (которая позже переходила в темно-зеленую). Под надрезами у некоторых листьев даже в октябре сохранялась зеленая окраска, но обычно зоны сбоку от надрезов и под ними светлели, желтели или краснели (нередко за 4—7 сут после надрезания).

При длинных надрезах (как и при отрезании верхушки) нередко ускоряется изменение окраски всего листа по сравнению с неповрежденными листьями.

В середине октября у многих листьев отмечено потемнение участков над надрезами: красные становились темно-красными, зеленые — темно-зелеными. Остальные части листовых пластинок обычно были светло-зелеными, желтыми или светло-красными. В последней декаде октября окраска над надрезами становилась очень темно-зеленой или коричневой (что отражало сильное старение и отмирание этих участков), а в остальной части пластинки нередко еще сохранялась желтая или красная окраска. Во второй половине октября у многих листьев зоны над надрезами засыхали. Засыхание начиналось с края пластинки, наиболее удаленного от неповрежденных надрезом крупных жилок.

Изменения окраски листьев зависят от сроков, длины и числа надрезов. Длинные надрезы (пересекавшие 3 крупные радиальные жилки) способствуют сохранению зеленой окраски на всем их протяжении или на том или ином их отрезке. У листьев с несколькими короткими надрезами, пересекавшими крупные жилки, возникла сложная мозаика зон разной окраски. После надрезов, сделанных в июле, чаще в августе и в первой половине сентября, участки над ними краснели во второй половине сентября или в первой половине октября, а между надрезами обычно еще сохранялась зеленая окраска (рис. 1, *2а*). После надрезов, сделанных в конце сентября и в начале октября, зеленая окраска над ними стабилизировалась (а затем переходила в темно-зеленую), а промежутки между надрезами становились светло-зелеными или красными (рис. 1, *2б*). В остальной части пластинки в середине октября еще сохранялась зеленая окраска (только вдоль крупных жилок часто появлялись желтые полосы).

Изменения окраски над надрезами бывают однородными (когда участки над ними становятся желтыми или красными (или иного цвета)) или неоднородными (когда возникают спектры, образованные участками разной окраски (особенно при более или менее длинных надрезах)). Градиенты окраски обычно наиболее выражены в сентябре и первой половине октября. В октябре, особенно в его второй половине, они, как правило, ослабевают и исчезают, в частности из-за распространения процессов посветления, пожелтения или покраснения по всему листу. Исчезновение градиентов окраски может быть связано и с «выцветанием» старых листьев — ослаблением окраски, с потемнением и побурением. Градиенты окраски у разных листьев сильно меняются в зависимости от сроков и длины надрезов, а также, очевидно, из-за структурных и биохимических различий листьев. В начале октября у некоторых листьев с надрезом у края листа окраска над ним становилась темно-зеленой, в соседней зоне — темно-красной, далее — светло-красной, оранжевой, а в неповрежденной половине листа — зеленой (рис. 1, *3*). У одних листьев с округлым вырезом в центре пластинки участки над ним в сентябре или в начале октября светлели или желтели, а в остальной части пластинки еще сохранялась зеленая окраска. У других листьев в это же время зона над вырезом была красной, а слева и справа от нее находились желто-зеленые участки; ниже еще сохранялась зеленая окраска (рис. 1, *4*).

При ранних надрезах градиенты окраски, возникающие над ними, обычно образованы разными оттенками зеленого цвета: светло-зеленоватым у края листа, далее светло-зеленым, светловато-зеленым и зеленым в конце надреза (рис. 2, *а*). Следовательно, по мере приближения к крупным неподвижным жилкам зеленая окраска усиливается. При более поздних надрезах в этот спектр включается желтый участок у края листа (рис. 2, *б*), а при еще более поздних надрезах к нему присоединяется красный краевой участок (рис. 2, *в*). Наконец, при еще более поздних надрезах у края листа сохраняется зеленый участок (рис. 2, *г*). Следовательно, по мере старения листьев надрезы вызывают формирование все более сложных спектров окраски: у края листа — зеленый участок, рядом с ним красный, далее желтый, светло-зеленый и зеленый. В зонах над концами надреза сохраняется зеленая окраска, а в промежутке между ними располагаются участки разной окраски. При еще более

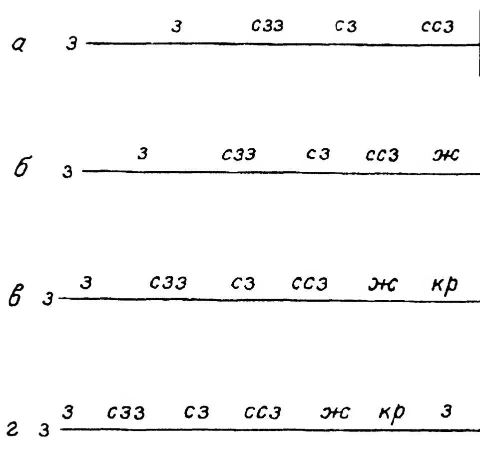


Рис. 2. Усложнение градиентов окраски листьев *Acer platanoides* над их надрезами по мере старения. (Схема).

Надрезы *а, б, в, г* сделаны с интервалами в 10—12 дней. Горизонтальные линии — надрезы, вертикальные — края листовых пластинок. Окраска листьев: *ссз* — светло-зеленоватая. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

поздних надрезах спектры снова упрощаются, и над ними полностью или частично сохраняется зеленая окраска. Усложнение спектров нередко наблюдается и при удлинении надрезов.

В сентябре и особенно в октябре (реже в августе) часто возникают градиенты окраски и в неповрежденных надрезами частях пластинки, образующие вместе с градиентами окраски над надрезами сложную мозаику (рис. 1 и 3). В дальнейшем эта мозаичность может ослабевать или исчезать, если листья по мере старения целиком становятся желтыми, красными или оранжевыми.

С возрастом изменяется реакция листьев на травмы. Более ранние надрезы (сделанные в июне—августе) ускоряют посветление, пожелтение и покраснение участков, расположенных над ними, по сравнению с остальной (еще зеленой) частью пластинки (рис. 3, *А*), а поздние надрезы (сделанные во второй половине сентября и особенно в октябре) вызывают стабилизацию зеленой окраски над ними, в то время как остальная часть пластинки изменяет окраску в результате естественного старения (рис. 3,*Б*). Поэтому окраску листьев с ранними и поздними надрезами можно сравнить с позитивом и негативом. Изменение реакции окрашивания листьев на травмы может быть одним из показателей их возрастного состояния.

Листья клена, как и других древесных растений, различаются по срокам и скорости старения и изменения окраски. Поэтому при надрезах, сделанных в одни и те же сроки, у разных листьев изменение окраски над и под ними часто наступает в разное время. Изменения окраски над и под надрезами могут быть одинаковыми или различными.

Если надрезы вызывают преимущественно локальные изменения окраски, то надломы черешков и стеблей — изменения окраски всей пластинки.

Надломы черешков, сделанные в августе и в сентябре, сильно ускоряли посветление и пожелтение листьев по сравнению с листьями с целыми черешками (на 2—3 недели и более в зависимости от срока надлома и его степени). При более поздних надломах (сделанных в конце сентября и особенно в октябре) зеленая окраска листьев сохранялась и переходила в темно-зеленую (листья не завядали в течение 10—15 сут). В это время целые листья светлели и желтели. Такая же реакция наблюдалась при надломе стеблей. Большое значение в этих случаях имеет степень старения листьев. Старые листья подсыхают, сохраняя зеленую окраску, а более молодые дольше удерживают влагу и обычно в той или иной степени успевают пожелтеть или покраснеть до высыхания. Следовательно, реакция листьев на надломы черешков и стеблей, как и на надрезы пластинок, изменяется в зависимости от их возраста. В целом листья на надломанных стеблях засыхают значительно раньше, чем листья на неповрежденных стеблях и с целыми черешками.

В воздействии надрезов и надломов есть общие черты: в том и другом случае блокируется отток ассимилятов и нарушается (или прекращается) водоснабжение тканей листа. В литературе имеются указания на появление осенней окраски листьев в связи с блокадой оттока ассимилятов. Хорошо известно, что образование антоци-

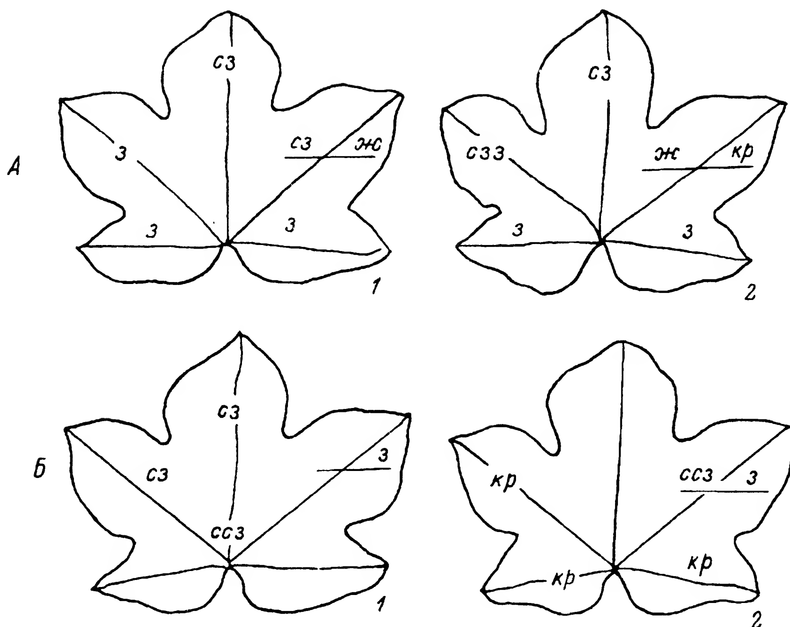


Рис. 3. Изменение реакции окрашивания листьев *Acer platanoides* в зависимости от возраста, в котором были надрезаны их пластинки.

А — листья в сентябре или в октябре с надрезами, сделанными: *1* — в августе, *2* — в первой половине сентября. *Б* — листья в октябре с надрезами, сделанными: *1* — во второй половине сентября, *2* — в первой половине октября. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

анов в листьях стимулируется задержкой оттока ассимилятов, при этом появление осенней окраски листьев отмечено значительно раньше. Однако у разных авторов приводятся разные данные о влиянии перерезания жилок на изменение окраски листа (Кожевников, 1950; Бюсген, 1961; Уоринг, Филлипс, 1984): блокада оттока ассимилятов в одних случаях сопровождается стабилизацией зеленой окраски листа, в других — ее изменением. Надрезы пластинки и перерезание жилок оказывают различное влияние на окраску листа в зависимости от его возраста и влажности. В ряде случаев изменение окраски листьев, видимо, нельзя объяснить блокадой оттока ассимилятов. Так, по моим данным, при отрезании верхушек листьев их пожелтение ускоряется по сравнению с неповрежденными листьями. Возможно, что ускорение пожелтения в этом случае связано с усилением транспирации через раневую поверхность и понижением влажности тканей, а также с усилением деструктивных процессов в результате травмы. Посветление и пожелтение листьев ускоряются в темноте — в отсутствие фотосинтеза.

У листьев традесканции, погруженных в воду в темноте, я наблюдал посветление и пожелтение через несколько недель и даже месяцев с начала опыта, т. е. в условиях, когда накопление ассимилятов отсутствовало (Левин, 1986).

Длительное сохранение зеленой окраски над надрезами при раннем (в июле и августе) надрезании листовых пластинок (хотя, казалось бы, сильная блокада оттока ассимилятов из-за перерезания крупных жилок должна вызывать быстрое старение и изменение окраски), а также сохранение зеленой окраски над надрезами при позднем надрезании (в то время как вне этих зон. т. е. там, где блокада оттока ассимилятов отсутствует или слабее, часто происходит пожелтение или покраснение) свидетельствуют о том, что блокада оттока не всегда является непосредственной причиной изменения окраски листьев.

В ряде случаев (например, при надломах черешков листьев или несущих их стеблей) изменения окраски, очевидно, могут вызываться не только блокадой оттока ассимилятов, но и понижением влажности листьев. Это происходит из-за нарушения целостности проводящих путей в древесине и коре. Значение снижения влажности листьев в стабилизации зеленой окраски при поздних надломах подтверждается и тем, что при погружении листьев в воду они светлеют, желтеют или краснеют (если их старение и высыхание еще не зашли слишком далеко). Вместе с тем не исключена и роль блокады оттока ассимилятов при надломах.

При кольцевании (в конце сентября и в первой половине октября) стеблей годичных побегов свидины у всех листьев, расположенных выше «колец» (участков без коры), через несколько дней было отмечено покраснение, которое достигло максимума примерно через 1 неделю после кольцевания (листья стали красными или темно-красными). Листья, расположенные ниже колец, сохранили зеленую окраску или посветлели. Покрасневшие листья сохранили тургор (или слегка подвяли) до заморозка ($t = -6$ °C), случившегося в ночь с 31 X на 1 XI 1995, после которого они почти засохли. Листья, расположенные ниже окольцованных участков и на нетронутых ветвях, посветлели и пожелтели во второй половине октября. Они перенесли мороз значительно лучше: они сохранили тургор или подвяли, но не засохли. Возможно, что быстрое понижение влажности листьев при надломах стеблей способствует покраснению листьев, а более медленное понижение влажности (или сохранение на прежнем уровне) без надломов — посветлению и пожелтению.

При кольцевании стеблей в третьей декаде октября листья не краснели и сохраняли зеленую окраску, переходившую в темно-зеленую. Такая реакция характерна для сильно состарившихся листьев.

Опыты с кольцеванием показывают значение блокады оттока веществ из листьев для изменения их окраски. Однако параллельно проведенные с середины октября опыты с надломами стеблей у побегов и ветвей дали сходные результаты. После надломов листья также покраснели и с такой же скоростью. Покрасневшие выше надломов листья также почти засохли после первой морозной ночи. Эти опыты надо повторить в разные сроки (например, с июля по октябрь), на разных фазах развития и старения листьев, при разной интенсивности фотосинтеза и оттока, на свету и в темноте; кроме того, надломы стеблей и черешков следует заменить их надрезами на разную глубину.

В литературе отмечается, что накоплению антоциана и покраснению листьев способствуют сильное солнечное освещение и понижение температуры, особенно ночью (Кожевников, 1950; Бюсген, 1961; Самохвалов, 1963; Леопольд, 1968; Крамер, Козловский, 1983). Накопление антоциана и покраснение листьев, очевидно, могут быть более или менее разделены во времени, так как разрушение хлорофилла осенью способствует появлению желтой и красной окраски (хотя весной красная окраска молодых листьев клена и других растений нередко хорошо заметна и при наличии хлорофилла). По моим наблюдениям, многие листья разных растений нередко краснеют уже в августе при теплой погоде, хотя их массовое интенсивное покраснение (у боярышника, клена, свидины и кизильника) происходит во второй половине сентября и в октябре. У боярышника кроваво-красного массовое покраснение листьев часто происходит во второй половине октября при падении температуры ниже 10°, но нередко и при температуре выше 10°, при пасмурной погоде, высокой влажности воздуха и частых дождях. В более ранние сроки (в августе и сентябре) покраснение листьев боярышника ускоряется на южной стороне крон при сильном солнечном свете (и более высокой температуре листьев), но оно происходит и на северной стороне крон (позже на 1 неделю и более).

Покраснение листьев в природе у клена и других растений нередко происходит очень быстро. Я наблюдал покраснение листьев свидины в природе в октябре за одну ночь (т. е. в темноте) при температуре ниже 10°.

В закрытом помещении покраснение листьев свидины наблюдалось при комнатной температуре в водной культуре без минеральной подкормки. Надводные листья

побегов свидины с корнями покраснели в конце октября—начале ноября. Сосуды с этими побегами летом и осенью находились на солнце в течение 1—2 ч ежедневно. Надводные листья аналогичных побегов, находившихся все время на рассеянном свете, очень долго сохраняли зеленую окраску, а затем пожелтели (в ноябре).

В октябре я брал с кустов свидины побеги с зелеными листьями и погружал в воду базальным концом. Листья, находившиеся выше уровня воды, нередко краснели за одну ночь (за 10—12 ч при температуре 15—17°).

При надрезах листьев свидины и надломах их стеблей красные зоны над надрезами и красные листья над надломами часто появляются в августе, а иногда и в конце июля при теплой погоде. Покраснение листьев некоторых порослевых побегов свидины (без надломов и надрезов) я иногда наблюдал также в июле.

Летом в водной культуре без минеральной подкормки, при солнечном освещении в течение 2—4 ч ежедневно, я наблюдал покраснение листьев тополя черного на побегах с корнями. Их покраснению, очевидно, способствовали инсоляция и перегрев листьев (в комнате).

Появление красной окраски листьев в ряде случаев, видимо, сопровождается разрушением хлорофилла. Так, на южных окнах в летнее время я неоднократно наблюдал покраснение листьев разных растений задолго до наступления осени. У листьев зебрины и традесканции краснела их надводная часть (не только нижняя, но также верхняя поверхность листа), а подводная сохраняла зеленую или светло-зеленую окраску (или становилась беловатой). Очевидно, слой воды ослаблял вредное фотохимическое действие света при перегреве листьев.

Все эти данные не противоречат распространенному мнению, что сильное солнечное освещение и низкая температура способствуют накоплению антоциана и покраснению листьев. Вместе с тем, многие факты свидетельствуют о том, что экологические пределы этих процессов значительно шире, чем обычно отмечается в литературе.

Опыты с частичным погружением срезанных листьев разного возраста показали следующее. Листья, собранные в конце июля и в начале августа (они жили 2—2.5 мес., а взятые в более поздние сроки отмирали быстрее), в условиях опытов обычно сохраняли зеленую окраску до отмирания (бурения и засыхания) в надводной части. Листья, взятые во второй половине августа и в сентябре, желтели в надводной части, а собранные в конце сентября — нередко краснели. Подводная часть дольше сохраняла зеленую окраску. В некоторых опытах погружали в воду не зеленые листья, а уже более или менее посветлевшие, пожелтевшие или покрасневшие в природе. Их подводная часть нередко снова зеленела, но затем бурела.

В конце сентября и особенно в первой половине октября отмечено быстрое (нередко через 1—2 сут после начала опыта) пожелтение или покраснение листьев в широком диапазоне влажности — в надводной и подводной части. Такое же быстрое изменение окраски листьев в это время часто наблюдалось и в природе. В надводной части старых листьев ослабляется изменение окраски, что в значительной степени связано с их быстрым высыханием (это характерно и для молодых тонких незрелых листьев). Смачивание надводной части листа в ряде опытов (за счет прижатия ее верхней поверхности к стенке сосуда) вызывало или усиливало изменение окраски надводной части. Эти опыты были поставлены в основном в первой половине октября с листьями разных размеров (от 10—12 см дл.). В это время быстрое высыхание надводной части (без ее смачивания) и сильное увлажнение в подводной части обычно способствовали сохранению зеленой окраски (хотя не останавливали старения), а умеренное увлажнение стимулировало ее изменение. В опытах, поставленных в начале третьей декады октября, некоторые зеленые листья посветлели и частично пожелтели уже через 5 ч.

У очень старых листьев, взятых для опытов во второй половине октября, часто наблюдалось ослабление и даже исчезновение способности светлеть, желтеть и краснеть в любых условиях влажности. Они бурели и засыхали в надводной части и становились более или менее прозрачными в надводной части уже через несколько дней с начала опыта.

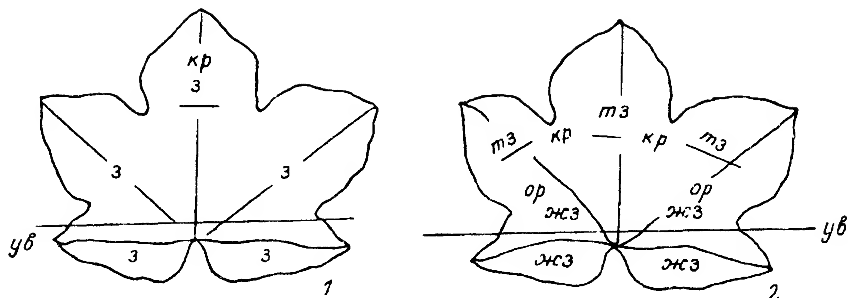


Рис. 4. Изменение окраски листьев с надрезанными пластинками при частичном погружении в воду.

1 — лист с надрезом, сделанным в конце августа, погруженный в воду в конце сентября. Над надрезом сохранилась зеленая окраска, выше появилась красная зона. *2* — лист с 3 надрезами, сделанными во второй половине сентября. Над надрезами окраска темно-зеленая, между ними — красная, ниже листья светлеют. *ув* — уровень воды. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Следует отметить, что в условиях опытов длительность жизни зеленых листьев, собранных в одно и то же время, с разных ярусов годичных побегов, с разных побегов и деревьев, была различной. Это можно объяснить прежде всего различиями в сроках и скорости старения листьев в природе.

Опыты с листьями клена, у которых в природе были сделаны надрезы, показали следующее. У собранных в конце сентября зеленых листьев при частичном погружении в воду (надрезы находились выше уровня воды) через 4—5 сут появились светлые или красные участки над надрезами (рис. 4, *1*). У собранных в начале октября листьев с несколькими надрезами зоны над надрезами были слегка покрасневшими или темно-зелеными. Через 2 сут с начала опыта подводная часть листьев стала желто-зеленой, надводная часть над уровнем воды — желто-зеленой или светло-зеленой (рис. 4, *2*), а выше, но еще под надрезами — оранжевой; участки между надрезами покраснели, а над надрезами сохранилась темно-зеленая окраска (если она была до опыта). Следовательно, посветление и пожелтение происходили при более высоком уровне влажности, чем покраснение, а в зоне самой низкой влажности (над надрезами) сохранялась зеленая окраска. Подобные опыты, очевидно, иллюстрируют роль градиентов влажности в возникновении градиентов окраски листьев.

Таким образом, результаты опытов с листьями, частично погруженными в воду, показали, что с возрастом изменяется реакция этих листьев на уровень влажности. Изменение окраски (посветление, пожелтение и покраснение) зрелых и начавших стареть листьев, как правило, стимулируется понижением влажности, а у старых листьев — ее увеличением (это связано прежде всего со снижением их водоудерживающей способности и быстрым высыханием).

В условиях опытов (и в природе) выявлена критическая фаза старения листьев, характеризующаяся очень быстрым (за 1—2 сут и менее) изменением их окраски в довольно широком диапазоне влажности, который сужается по мере дальнейшего старения листьев. У очень старых листьев способность светлеть, желтеть и краснеть ослабевает и затем исчезает в любых условиях влажности.

Экстремальные уровни влажности (переувлажнение и обезвоживание) тормозят изменения окраски зеленых листьев, а их посветление, пожелтение и покраснение происходят при промежуточных (между крайними) значениях влажности (некоторым исключением являются листья в критической фазе старения). Сильным понижением влажности часто обусловлено сохранение зеленой окраски старыми листьями поздней осенью. При их увлажнении они нередко в той или иной степени светлеют, желтеют или краснеют.

Градиенты окраски в надводной части частично погруженных в воду стареющих листьев, очевидно, обусловлены градиентами влажности: ее понижением от уровня воды к верхушке листа. Наличие градиентов влажности доказывается последующим

засыханием надводной части листа с верхушки книзу. Эти данные позволяют предположить, что градиенты окраски, нередко возникающие у стареющих листьев в природе (зеленые, красные, желтые и светло-зеленые зоны) могут в ряде случаев определяться градиентами влажности листа (обусловленными прежде всего разновозрастностью его разных частей).

Выводы, сделанные на основе опытов с листьями, отделенными от стебля, недостаточны для полного объяснения причин изменения их окраски на растениях в природе. Но как всякие опыты с более простыми системами, они дают материал для понимания аналогичных процессов у целых растений. Следующим этапом исследований, очевидно, должно быть изучение изменений окраски листьев в системах возрастающей сложности (в водных и почвенных культурах): у листьев и побегов без корней и с корнями; у целых растений в контролируемых условиях при локальных различиях в освещенности, влажности и температуре разных побегов, листьев и их участков.

Наиболее существенные данные, полученные при изучении изменений окраски листьев клена, совпадают с результатами исследований листьев других растений. Описание их выходит за пределы этой статьи. Вкратце отмечу лишь установленную для листьев традесканции, боярышника, свидины, вяза и сирени венгерской зависимость между их возрастом к началу опытов и длительностью жизни при частичном погружении в воду. Длительность жизни и сохранения зеленой окраски листьев в условиях опытов возрастает по мере роста и созревания листьев в природе и уменьшается по мере старения. Нередко зрелые (по не старые) листья в условиях опытов осенью стареют медленнее, чем в природе, и значительно дольше сохраняют зеленую окраску (на рассеянном свете). Длительность жизни листьев в условиях опытов может быть одним из количественных показателей их возрастных изменений в природе (Левин, 1986, 1989).

Данные опытов с листьями, частично погруженными в воду, очевидно, можно в той или иной мере использовать при выяснении факторов, определяющих изменения окраски листьев в природе как целых, так и с надрезами пластинок.

Более раннее изменение окраски над надрезами листьев связано с ускорением старения этих зон вследствие ускорения старения тканей в результате травм, нарушающих циркуляцию воды и других веществ. Старение сопровождается снижением сосущей силы и аттрагирующей способности тканей. Поэтому участки над надрезами раньше засыхают, засыхание распространяется от края листа к окончанию надреза. Снижение сосущей силы и водоудерживающей способности старых листьев проявляется, в частности, в быстром засыхании их надводной части при погружении в воду либо всего листа на воздухе.

Изменения окраски листьев при старении, видимо, в значительной степени определяются их структурными и биохимическими особенностями (которые меняются в зависимости от их возраста, яруса годичного побега, положения в кроне и т. д.).

Так, толстые жесткие листья разных растений обычно становятся темно-красными, а нетолстые и тонкие — желтыми или светло-красными. Теневые листья в глубине кроны желтеют, а световые на ее периферии нередко краснеют. Переход от красной к темно-красной окраске может быть связан и с прогрессирующим старением листьев.

Наличие зон разной окраски у целых листьев, видимо, также может определяться теми же факторами, а также с разной экспозицией отдельных частей листовых пластинок и с частичным затенением листьев. Гетерогенность окраски стареющих листьев, видимо, можно использовать для изучения их структурной и биохимической гетерогенности.

Возникновение зон разной окраски у листьев с надрезами и листьев, частично погруженных в воду, показывает, что у них имеются разные потенции изменений окраски, которые реализуются в зависимости от тех или иных внешних условий.

Для выяснения количественных соотношений между изменениями влажности листьев и их окраски нужны определения основных параметров их водного режима

(влажности тканей, водного дефицита и т. д.), а также изучение изменений аэрации, газообмена и метаболизма, связанных с их строением и варьированием влажности среды. Изучение роли влажности листьев в их старении и изменении окраски следует сочетать с исследованием роли света, температуры и других факторов, влияющих на эти процессы непосредственно и косвенно — через изменение водного режима.

Таким образом, возрастные изменения окраски листьев на растениях — достаточно сложный системный признак; эти изменения связаны с функционированием проводящей системы и положением листьев или их частей относительно этой системы. Эта связь является многофакторной.

В заключение выражаю благодарность Ю. В. Гамалею и Н. И. Бобровской за обсуждение данных этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бюсген М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. М., 1961. 424 с.

Кожевников А. В. Весна и осень в жизни растений. М., 1950. 237 с.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 325 с.

Левин Г. Г. Возрастные изменения устойчивости к дефициту света и влаги у листьев и стеблей *Tradescantia fluminensis* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 334—341.

Левин Г. Г. Опыт количественной оценки возрастных изменений листьев *Syringa josikaea* (*Oleaceae*) по динамике их устойчивости к дефициту и избытку влаги в течение периода вегетации // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 72—79.

Леопольд А. Рост и развитие растений. М., 1968. 494 с.

Самохвалов Т. К. Свет и растение. Харьков, 1963. 175 с.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М., 1984. 512 с.

Stoddart J. L., Thomas H. Leaf senescence // Encyclopedia in plant physiology. N. S. 1982. Vol. 14 A. P. 592—636.

Thomas H., Stoddart J. L. Leaf senescence // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 31—111.

Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1996

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998.2(479)

© Н. Н. Портениер

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *CARDUUS (ASTERACEAE)* ФЛОРЫ КАВКАЗА. 2. СЕКЦИЯ *HOMALOLEPIDOTI* И КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

N. N. PORTENIER. SYNOPSIS OF THE GENUS *CARDUUS (ASTERACEAE)* OF THE CAUCASIAN FLORA. 2. SECTION *HOMALOLEPIDOTI*. THE IDENTIFICATION KEY OF THE SPECIES

Приведены конспект видов секции *Homalolepidoti* рода *Cardиus* флоры Кавказа и ключ для определения кавказских видов рода.

Данной статьей завершается обзор кавказских представителей рода *Carduus* (Портениер, 1997). Для каждого вида приведены синонимы (если имеются расхождения с флорами, включающими Кавказ и сопредельные территории), номенклатурные цитаты первоисточников, этикетки типовых образцов, при необходимости — классическое местонахождение (из протолога), распространение по Кавказу (Меницкий, 1991), общее распространение, а также указано, географическим элементом какого фитохориона он является в настоящее время.

Carduus L.

Sect. 3. *Homalolepidoti* («*Homalotepidoti*») Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. et Helv.: 401. — Sect. *Leptocephali* Reichenb. f. 1853, Icon. Fl. Germ. 15 : 86. — Sect. *Stenocephalus* Rouy, 1905, Fl. Fr. 9 : 70.

Typus: *C. pycnocephalus* L.

14. *C. albidus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 269. — *C. pycnocephalus* var. *albidus* (Bieb.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 521. — *C. arabicus* var. *albidus* (Bieb.) Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 174. — *C. pycnocephalus* subsp. *albidus* (Bieb.) Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 446. — *C. pycnocephalus* auct non L.: Arènes, 1959, Not. Syst. (Paris), 15, 4 : 395, p. p. — *C. arabicus* auct. non Jacq. ex Murr.: Тамамшян, 1963, Фл. СССР, 28 : 34, p. p.; Гельтман, 1994, Фл. европ. ч. СССР, 7 : 234. — *C. cinereus* auct. non Bieb.: Гельтман, l. c.: 234.

Описан по материалам из Крыма и Кавказа («in incultis Tauriae et ad Caucasum, etiam in Iberia»).

Лектотип (Портениер, h. l.): «Iberia [M. Bieberstein]» (LE).

Синтип: «Ex Tauria [M. Bieberstein]» (LE!).

ЗП: Аз.-Куб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Рион.-Квир.(?); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ВП: Тер.-Сул.; ВК: В. Сулак. (Галушко, 1980 : 212); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Капеллер, 1952 : 473); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Земскова, Циклаури, 1987 : 542); Т (Исаев, 1961 : 387).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап., Ср. и Центр.? Азия; Сев. Африка (Сев.-Вост. Египет).

Ирано-туранский географический элемент.

2n = 62.

Примечание. Указания О. Капеллер (1952 : 473) для ЗК: Уруп-Теб., В.-Куб.; ЗЗ: Адж., вероятно, ошибочны.

15. *C. cinereus* Bieb. aggr.

15a. *C. cinereus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 270. — *C. pycnocephalus* var. *cinereus* (Bieb.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 521. — *C. knorringianus* Tamamsch. 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 384. — *C. arabicus* Jacq. subsp. *cinereus* (Bieb.) Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 451, excl. syn. *C. beckerianus* Tamamsch. — *C. pycnocephalus* subsp. *cinereus* (Bieb.) Davis, 1975, Fl. Turkey, 5 : 437. — *C. pycnocephalus* auct. non L.: Arènes, 1959, Not. Syst. (Paris), 15, 4 : 396, p. p.

Описан из Дагестана («in incultis circa oppidum Kisljar»).

ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ВК: ЗЗ: Рион.-Квир. (Имеретия); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (юг), Триал.-Н. Карт.; ВЗ.; Алаз.-Агрич. (?), Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980 : 212): ВЗ: Н. Кур. (Исаев, 1961 : 387); ЮЗ: Ерев. (Тамамшян, Тахтаджян, 1972 : 290), Нах. (Гроссгейм, 1949 : 479).

Юго-Зап. (Сирия, Синайский п-ов, Ирак, Иран, Афганистан), Ср. и Центр. (?) Азия.

Ирано-туранский географический элемент.

2n = 28 [18].

Примечание. Тип, вероятно, утерян. До сих пор типом считался гербарный лист с этикеткой, написанной М. Биберштейном: «*C. cinereus* Ex Tauria et Caucas[us] ruthena» (Herb. Bieb. LE!), на котором смонтированы вместе *C. cinereus* и *C. albidus*. Видимо, на основе этого материала *C. cinereus* с тех пор указывается и для Крыма. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) нет материалов этого вида из Крыма, а многочисленные крымские сборы, определявшиеся ранее как *C. cinereus* и *C. arabicus*, без сомнения, должны быть отнесены к *C. albidus*.

15b. *C. beckerianus* Tamamsch. 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 383; Тамамшян, 1963, Фл. СССР, 28 : 33, excl. syn. *C. knorringianus* Tamamsch. — *C. arabicus* auct. non Jacq. ex Murr.: Kazmi, 1964, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 5 : 451, p. p.

Описан из Ленкорани. Тип: «Lenkoran. N 349, [1872]. A. Becker» (LE!).

Т.

Юго-Зап. (прикаспийский Иран) и Ср. (прикаспийские районы Туркмении) Азия.

Гирканский географический элемент.

Примечание. Данный вид понимается нами несколько у́же, чем это делала С. Г. Тамамшян (1963), объединяя его с *C. knorringianus*. К *C. beckerianus* мы относим только формы, близкие к типовым, т. е. те особи, у которых наружные и средние листочки обертки из широкого основания постепенно и незначительно сужаются в короткую туповатую верхушку с сидящей на ней маленькой колючечкой, тогда как у *C. cinereus* s. str. самые наружные листочки обертки из расширенного основания оттянуты в более узкую, длинную, постепенно переходящую в колючечку верхушку, а средние листочки обертки более или менее резко оттянуты в значительно более узкую, чем основание, удлиненную, туповатую и довольно резко переходящую в колючечку, или заостренную и постепенно переходящую в колючечку, верхушку. При таком подходе *C. beckerianus* получает довольно четкую географическую определенность.

16. *C. arabicus* Jacq. ex Murr. 1784, Syst. Veg., ed. 14 : 724; Jacq. 1781—1786 [1784], Icon. Plant. Rar. 1 : 16, tab. 166; Jacq. 1786, Collect. Bot. 1 : 56; Гроссгейм, 1934, Фл. Кавк. 4 : 174, excl. syn. *C. albidus* Bieb.; Тамамшян, 1963, Фл. СССР, 28 : 34, excl. syn. *C. albidus* Bieb. — *C. pycnocephalus* var. *arabicus* (Jacq. ex Murr.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 521. — *C. pycnocephalus* subsp. *arabicus* (Jacq. ex Murr.) Nyman, 1879, Consp.: 414. — *C. pycnocephalus* subsp. *pycnocephalus* var. *arabicus* (Jacq. ex Murr.) Arènes, 1959, Not. Syst. (Paris), 15, 4 : 396, excl. syn. *C. cinereus* Bieb. — *C. nikitinii* Tamamsch. 1963, Фл. СССР, 28 : 600, 37.

Описан, по-видимому, из Аравии.

ВЗ: Ширв., Н. Кур.

Указан для ЮЗ: Ерев., Дар., Занг. (Аревшатян, 1995 : 285).

Юго-Зап. и Ср. Азия; Сев. Африка (Сев.-Вост. Египет).

Ирано-туранский географический элемент.

Примечание. На основе исследований, проведенных B. Schubert (1945), можно заключить, что материалы по *C. arabicus* 1-го тома «Icones Plantarum Rariorum» вышли в свет, скорее всего, в 1784 г., т. е. в один год с 14-м изданием «Systema Vegetabilium».

S. Kazmi (1964 : 449) считает, что *C. arabicus* описан «von Arabien». По данным P. Davis (1975 : 437), этот вид «described from cultivar material», а

голотип хранится в Вене (W); на это же указывает и K. Rechinger (1979 : 228). Но наличие именно голотипа весьма сомнительно, ибо ни в протологе, ни в описаниях, приводимых N. Jacquin (1781—1786 : 16; 1786 : 56), нет указаний на гербарный материал, послуживший основой для описания вида. Однако в протологе есть ссылка («Jacq. in Litt. Misc. V. 3. Icon. rar.» (Murray, 1784 : 724)) на рисунок Jacquin в «Icones Plantarum Rariorum». Этот рисунок, согласно правилам и советам Международного кодекса ботанической номенклатуры, и может быть принят за лектотип независимо от того, какая из работ («Systema Vegetabilium» или «Icones Plantarum Rariorum») вышла раньше. Для окончательного решения вопросов типификации необходимо ознакомиться с гербарными материалами, хранящимися в Вене (W). Надо также отметить, что ни рисунок, ни описания Jacquin (равно как и протолог) не содержат информации, позволяющей достоверно отличать *C. arabicus* от близких видов. Еще E. Boissier (1875 : 521) указывал: «Icon inter hanc formam et typum dubia».

Несмотря на вышеуказанные проблемы, *C. arabicus* s. str. трактуется в данной обработке более или менее традиционно. Представление о нем мы составили на основе литературных и имеющихся в нашем распоряжении гербарных материалов, опираясь прежде всего на цитируемые E. Boissier (1875 : 521) и J. Arènes (1959 : 397) сборы W. Schimper 1835 г. с Синайского п-ова (N 130, 413), имеющиеся в LE, и имея в виду, что уже Boissier (1875 : 521) был известен гербарный образец *C. arabicus* из окр. Баку.

Видовая самостоятельность *C. nikitinii*, описанного с Копетдага, весьма сомнительна, все его признаки вполне укладываются в пределы внутривидовой изменчивости *C. arabicus* s. str.

17. *C. nervosus* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 42.

Описан из Армении («In Armeniae planitiebus»).

Лектотип (Тамамшян, 1963 : 38): «In Armenia ruthenica pr. Etschmiadsin legit Koch. N 953, 1837» (B?, iso — LE!).

ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Указан для ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар. (Аревшатян, 1995 : 286).

Юго-Зап. Азия (Сев.-Вост. Турция).

Атропатенский географический элемент.

Примечание. Типичные формы этого вида характерны только для двух первых районов, тогда как в двух последних преобладают формы, переходные к *C. arabicus*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *CARDUUS*

1. Двулетники и многолетники. Корзинки крупные и средних размеров, обычно более 15 мм шир.; обертка более или менее шаровидная, ее длина, как правило, не превышает ширины (у *C. stenocephalus* (см. ступ. 11) обертка чаще удлиненная, а у *C. seminudus* (см. ступ. 17) корзинки часто довольно мелкие, около 10—15 мм шир.). Листья снизу голые или в разной степени опушенные . . . . . 2.

\+ Однолетники. Корзинки мелкие, менее 16 мм шир.; обертка более или менее удлиненная, ее длина превышает ширину (у *C. nervosus* (см. ступ. 20) обертка часто почти шаровидная, до 30 мм шир.). Листья снизу не бывают голыми . . . . Sect. 3. *Homalolepidoti* . . . . . 20.

2. Листья снизу голые (у *C. onopordioides* aggr. (см. ступ. 3) с единичными волосками по средней жилке). Корзинки крупные, обертка (20)25—60(80) мм шир. Средние листочки обертки в нижней половине обычно более 3 мм (иногда 1.5—2 мм) шир. . . . . Sect. 1. *Carduus* . . . . . 3.

\+ Листья снизу различным образом опушенные: серовато- и беловато-войлочные, паутинистые или более или менее густо покрытые длинными, членистыми волосками (иногда только по средней жилке). Обертка 15—40 мм шир. Средние

листочки обертки в нижней половине менее 2.5 мм шир. . . . . Sect. 2. *Carduastrum* . . . . . 7.

3. Обертка 30—80 мм шир., с листочками в средней части суженными, коленчато изогнутыми, выше перетяжки до 8 мм шир. Листья с обеих сторон совершенно голые . . . . 1a. *C. thoermeri*.

\+ Обертка 25—40 мм шир., с листочками кверху постепенно заостренными, в средней части не суженными (иногда намечается едва заметная узкая перетяжка) и коленчато не изогнутыми, около 1.5—4 мм шир. Листья снизу по средней жилке обычно с паутинистыми и длинными членистыми волосками . . . . 2. *C. onopordioides* aggr. . . . . . 4.

4. Корзинки 25—40 мм шир., одиночные на ножках или по 2—3 скученные сидячие. Наружные листочки обертки более или менее вверх торчащие, длинные (около 25 мм дл.), немного (на 5—7 мм) короче средних листочков обертки, около 4 мм шир. в нижней части. Средние листочки обертки длиннее, равны или реже немного короче внутренних, с верхушкой (оттянутая, более узкая, чем основание, верхняя часть листочка) более или менее вверх или в сторону торчащей, колючка их обычно более 5 мм дл. . . . . 5.

\+ Корзинки в среднем мельче, 20—35 мм шир., обычно одиночные на более или менее длинных ножках. Наружные листочки обертки в стороны торчащие, короткие (около 10—12 мм дл.), приблизительно вдвое короче средних, около 1.5—2 мм шир. в нижней части. Средние листочки обертки короче или равны внутренним, с верхушкой более или менее вверх или в сторону торчащей, часто дуговидно назад отогнутой, их колючка обычно менее 5 мм дл. . . . . 6.

5. Средние листочки обертки более или менее равны внутренним . . . . 2a. *C. onopordioides* s. str.

\+ Средние листочки обертки обычно длиннее внутренних, с колючкой в среднем более длинной, чем у предыдущего вида . . . . 2b. *C. furiosus*.

6. Листья и стебли светло-зеленые. Венчик светло-пурпуровый. Средние листочки обертки оттянуты в более или менее короткую, узкую, назад обычно неотогнутую верхушку, почти вдвое короче внутренних . . . . 2c. *C. atropatanicus*.

\+ Листья и стебли сизо-зеленые, темные. Венчик темно-пурпуровый. Средние листочки обертки оттянуты в более или менее длинную, узкую, часто дуговидно назад отогнутую верхушку, немного короче или почти равны внутренним . . . . 2d. *C. hajastanicus*.

7(2). Корзинки 20—50 мм шир. (у *C. seminudus* (см. ступ. 17) корзинки 10—20 мм шир.), чаще одиночные, на хорошо выраженных длинных, бескрылых цветоносах; если корзинки сидячие, то крупные, 30—50 мм шир., а средние листочки обертки заканчиваются длинной, 5—10 мм, крепкой колючкой. (Надо иметь в виду, что цветоносы часто, особенно в нижней половине, с единичными мелкими листиками и низбегающими от них очень узкими крыльями, а у *C. pseudocollinus* (см. ступ. 15) и некоторых других видов крылья иногда поднимаются до корзинок) . . . . Subsect. 1. *Deflorati* . . . . . 8.

\+ Корзинки 15—30 мм шир., одиночные или по 2—3 (и более) скученные на концах крылатых ветвей, сидячие, реже на коротких, обычно не более 2 см дл., бескрылых ножках . . . . Subsect. 2. *Acanthoides* . . . . . 19.

8. Корзинки крупные и средних размеров, 20—50 мм шир., на более или менее длинных цветоносах, реже сидячие. Верхушки средних листочков обертки обычно дуговидно или крючковидно назад загнутые, если более или менее прямые, то длинные (около 15—20 мм дл.), обычно заметно длиннее нижней расширенной части листочков, редко равны ей или немного короче (у *C. pseudocollinus* (см. ступ. 15) корзинки некрупные, средние листочки обертки обычно вверх торчащие, крючковидно загнутыми бывают верхушки только внутренних листочков обертки) . . . . Ser. 1. *Nigrescentes* . . . . . 9.

\+ Корзинки средних размеров, 20—30 мм шир. (реже мелкие, 10—20 мм шир.), на длинных цветоносах. Верхушки средних листочков обертки дуговидно или

крючковидно назад незагнутые, прижатые или отстоящие, вверх или в стороны торчащие . . . . Ser. 2. *Candicantes* . . . . . 16.

9. Листья снизу с густым, сероватым или беловатым, войлочным опушением (по средней жилке обычно имеются и длинные членистые волоски), реже паутинистые, но тогда корзинки крупные (средние листочки обертки около 20—30 мм дл. с узкой верхушкой около 15—20 мм дл.) . . . . 10.

\+ Листья снизу покрыты только длинными членистыми волосками (но часто присутствует остаточное паутинистое или тонковойлочное опушение, а у восточнокавказских и закавказских представителей *C. hamulosus* листья снизу часто густо сероватовойлочно опушенные) . . . . 14.

10. Верхушки средних листочков обертки прямые или саблевидно изогнутые . . . . 12.

\+ Верхушки средних листочков обертки обычно дуговидно или крючковидно назад загнутые . . . . 5. *C. uncinatus* aggr. . . . . . 11.

11. Корзинки крупные 30—40(50) мм шир., приплюснуто-шаровидные. Обертка густо опушенная. Верхушки всех листочков обертки (кроме самых нижних наружных) крючковидно или дуговидно назад загнутые, внутренняя поверхность их обычно густо опушенная. Листья снизу серовато- или беловато-войлочные, реже паутинистые . . . . 5a. *C. uncinatus* s. str.

\+ Корзинки 15—20 мм шир., обертка обычно продолговатая или колокольчатая, реже почти шаровидная, менее густо опушенная. Верхушки листочков обертки саблевидно или дуговидно назад отогнутые. Листья снизу серовато- или беловато-войлочные . . . . 5b. *C. stenocephalus*.

12. Средние листочки обертки около 20—30 мм дл., немного короче внутренних. Верхушка средних листочков обертки (около 15—20 мм дл.) длиннее их нижней, расширенной части. Наружные (самые нижние) листочки обертки более или менее вверх торчащие, довольно длинные, обычно менее чем вдвое короче средних. Корзинки крупные, (25)30—50 мм шир. Листья снизу густо серовато- или беловато-войлочные, реже паутинистые . . . . 13.

\+ Средние листочки обертки около 15 мм дл., значительно короче внутренних. Верхушка средних листочков обертки обычно менее 8 мм дл., короче или равна их нижней расширенной части. Наружные листочки обертки в стороны торчащие, короткие, обычно вдвое короче средних. Корзинки мельче, 20—30 мм шир. Листья снизу обычно густо серовато- или беловато-войлочные . . . . 4. *C. poliochrus*.

13. Листья снизу густо беловато-войлочно опушенные. Корзинки 25—40 мм шир. Средние листочки обертки около 25 мм дл., с узкой, часто саблевидно изогнутой, около 15 мм дл. верхушкой. Обертка в разной степени опушенная . . . . 6. *C. hystrix*.

\+ Листья снизу паутинистые, реже серовато-войлочные. Корзинки 30—50 мм шир. Средние листочки обертки около 30 мм дл. с узкой, прямой (около 20 мм дл.), более или менее ясно трехгранной от сильно выступающей средней жилки верхушкой, постепенно переходящей в крепкую колючку. Обертка густо паутинистая . . . . 3. *C. acanthocephalus*.

14(9). Цветки белые. Средние листочки обертки оттянуты в длинную, узкую (около 0.3 мм шир.), обычно саблевидно или дуговидно назад отогнутую верхушку, очень постепенно, шиловидно, переходящую в относительно длинную (около 1.5 мм дл.) колючку . . . . 8. *C. nawaschinii*.

\+ Цветки розовые или пурпурные. Верхушки средних листочков обертки более широкие (около 0.5 мм шир.), часто менее длинно оттянутые, прямые или различным образом отогнутые, переход в колючку обычно менее плавный, окончание верхушки чаще не шиловидное, а коротко или более или менее длинно заостренное, колючка обычно менее 1.5 мм дл. (в ВП, ВК и ВЗ (реже в других регионах) у многих представителей *C. hamulosus* aggr. листья снизу густо серовато- или беловато-войлочно опушенные, что наряду с некоторыми

другими признаками очень сближает их с *C. hystrix* (см. ступ. 13) и *C. uncinatus* aggr. (см. ступ. 11) и вызывает трудности в разграничении этих видов) . . . . 7. *C. hamulosus* aggr. . . . . . 15.

15. Корзинки 20—40 мм шир. Верхушки внутренних и средних листочков обертки обычно крючковидно назад загнутые. Листья продолговато-ланцетные, широкие, перистораздельные . . . . 7a. *C. hamulosus* s. str.

\+ Корзинки 15—20 мм шир. Верхушки внутренних и ближайших к ним средних листочков обертки часто неясно крючковидно назад отогнутые, тогда как верхушки остальных средних и наружных листочков обертки прямые, более или менее вверх торчащие. Листья почти линейные, менее глубоко раздельные . . . . 7b. *C. pseudocollinus*.

16(8). Листья сверху паутинистые или шерстистые, снизу густо беловато- или серовато-войлочные, по средней жилке с длинными членистыми волосками. Средние листочки обертки около 14 мм дл., более или менее резко сужаются в короткую, обычно менее половины длины листочка, постепенно переходящую в колючку верхушку. Обертка паутинистая . . . . 10. *C. novorossicus*.

\+ Листья сверху голые или почти голые, снизу тонко, реже более густо серовато-войлочные, паутинистые или почти голые, по средней жилке более или менее густо покрыты длинными членистыми волосками. Средние листочки обертки резко или постепенно сужены в разной длины верхушку, наверху закругленную или заостренную, внезапно или постепенно переходящую в колючку (у *C. laciniatus* (см. ступ. 18) средние листочки обертки около 17 мм дл., часто очень постепенно сужены в длинную, более половины длины листочка, узкую, плавно заостренную, почти шиловидную, верхушку). Обертка паутинистая или почти голая . . . . 17.

17. Корзинки мелкие, 10—20 мм шир., на длинных, равных половине высоты всего растения или длиннее, бескрылых цветоносах. Ширина верхушки средних листочков обертки приблизительно одинакова по всей ее длине (т. е. кверху не сужается, часто ее кончик даже немного расширен); верхушка закругленная или коротко заостренная, более или менее резко переходящая в короткую колючечку. Растения преимущественно степных равнин и предгорий . . . . 11. *C. seminudus*.

\+ Корзинки 20—35 мм шир. Цветоносы менее длинные, обычно значительно короче половины высоты всего растения, часто с мелкими листиками и низбегающими от них очень узкими крыльями (но под корзинками на значительном протяжении обычно без крыльев и листиков). Средние листочки обертки кверху постепенно суженные, с закругленной или коротко заостренной, внезапно или более или менее постепенно переходящей в короткую колючку верхушкой. Растения преимущественно лесного и субальпийского поясов гор . . . . 9. *C. adpressus* aggr. . . . . . 18.

18. Обертка ясно черепитчатая, верхушки ее листочков обычно прижатые. Наружные, самые нижние, листочки обертки очень короткие, по крайней мере в 2 раза короче средних. Средние листочки обертки на верхушке закругленные, реже коротко заостренные, внезапно переходящие в короткую колючку. Верхушки средних и наружных листочков обертки густо паутинистые («бородатые») . . . . 9a. *C. adpressus* s. str.

\+ Обертка неясно черепитчатая: ее самые нижние, наружные, листочки довольно длинные, а средние листочки соседних рядов часто почти равны между собой. Верхушки листочков обертки обычно не прижатые, в стороны и вверх торчащие, почти голые. Средние листочки обертки постепенно суженные в длинную (более половины длины листочка), часто узкую, плавно заостренную, почти шиловидную или коротко заостренную, менее постепенно переходящую в колючку верхушку . . . . 9b. *C. laciniatus*.

19(7). Листья снизу почти голые или более или менее густо, особенно по средней жилке, покрыты длинными членистыми волосками (редко присутствует также

остаточное тонкое паутинистое или шерстистое опушение). Обертка неясно черепитчатая: ее средние листочки, по крайней мере двух самых внутренних рядов, почти равны между собой; самые внутренние листочки обертки часто равны или короче листочков соседнего ряда; кроме того, самые наружные листочки обертки иногда равны по длине средним или даже превышают их. Верхушки средних листочков обертки (по крайней мере самых внутренних из них) обычно коротко заостренные, более или менее резко переходящие в короткую колючку, их заостренные кончики темно-пурпурные, часто отогнуты наружу почти под прямым углом . . . . 12. *C. acanthoides*.

\+ Листья снизу густо паутинистые или серовато-войлочные (иногда, особенно на поздних стадиях вегетации, почти голые): длинные членистые волоски отсутствуют или рассеянно встречаются по средней жилке. Обертка обычно ясно черепитчатая: листочки любого ряда короче соседних листочков более внутреннего ряда (но иногда листочки 2—3 самых внутренних рядов почти равны между собой). Верхушки средних листочков обертки прямые, шиловидные или длинно заостренные, постепенно переходящие в колючку, их кончики темно-зеленые, наружу под прямым углом не отогнутые . . . . 13. *C. crispus*.

20(1). Корзинки довольно крупные, 15—30(40) мм шир. Обертка не густо паутинистая. Листочки обертки двух самых внутренних рядов около 22 мм дл. и 2.5—3 мм шир., их яркие пурпурные верхушки приблизительно на 5 мм превышают ближайшие к ним средние листочки обертки и цветки. Средние листочки обертки выше середины, часто имеют едва заметную, узкую перетяжку, а из широкой нижней части очень постепенно переходят в клиновидно заостренную верхушку; края верхушки тонкие, но не пленчатые, центральная жилка хорошо заметна почти по всей верхушке или только в ее верхней половине . . . . 17. *C. nervosus*.

\+ Корзинки обычно менее 15 мм шир. Обертка густо опушенная или почти голая, ее листочки значительно короче, разнообразной формы и консистенции, почти всегда без каких-либо следов перетяжки . . . . 21.

21. У листочков обертки переход из широкого основания в верхушку снивелирован широким пленчатым краем, который сужается и в виде узкой каймы доходит обычно до основания колючки. Верхушка средних листочков обертки более или менее ширококлиновидная, заканчивающаяся острым кончиком, постепенно переходящим в колючку; центральная жилка хорошо заметна только в верхней трети или спускается до середины верхушки; у более внутренних листочков обертки жилка заметна только на кончике. Обертка почти голая или слабо опушенная . . . . 16. *C. arabicus*.

\+ Переход из широкого основания в верхушку по крайней мере у средних листочков обертки довольно четко выражен, если не выражен, то кончик верхушки пленчатый, туповатый или закругленный, более или менее резко переходящий в колючечку. Верхушка средних листочков обертки не клиновидная, узко оттянутая, более или менее шиловидная или на конце туповатая; центральная жилка выражена по-разному. Обертка почти голая или густо опушенная . . . . 22.

22. Обертка обычно густо опушенная. Верхушка средних листочков обертки с толстыми краями, усаженными вверх направленными шипиками, почти шиловидная, постепенно переходящая в довольно крепкую колючку; центральная жилка хорошо заметна по всей длине верхушки. Предвнутренние, а иногда и самые внутренние листочки обертки, постепенно заостряясь, заканчиваются более или менее явственной колючечкой . . . . 14. *C. albidus*.

\+ Обертка слабо опушенная или почти голая. Верхушка средних листочков обертки с тонкими краями или с узкой пленчатой каймой, без явственных шипиков (но при сильном увеличении видно, что пленчатый край часто не гладкий, а бахромчато-мелкозубчатый, особенно в верхней части), не шиловидная, более или менее резко переходящая в колючку, если почти шиловидная, то наверху

пленчатая, длинно заостренная, без явственной колючки; центральная жилка выражена слабо, более или менее заметна только в верхней половине верхушки. Предвнутренние и внутренние листочки обертки, сужаясь кверху, заканчиваются пленчатым, бахромчато-мелкозубчатым часто слегка расширенным, тупым или заостренным окончанием с едва отличимым от зубчиков-бахромок остроконечием или мягкой колючечкой . . . . 15. *C. cinereus* aggr. . . . . . 23.

23. Средние листочки обертки более или менее резко оттянуты в хорошо выраженную, довольно длинную, наверху туповатую верхушку, более или менее резко переходящую в колючечку или постепенно заостряющуюся в остроконечие . . . . 15a. *C. cinereus* s. str.

+ У листочков обертки переход из широкого основания в короткую верхушку слабо выражен, снивелирован широким пленчатым краем, который кверху сужается и в виде узкой каймы окружает туповатую, закругленную, резко переходящую в колючечку верхушку . . . . 15b. *C. beckerianus*.

Выражаю свою искреннюю благодарность Ю. Л. Меницкому за постоянную помощь в работе и целый ряд ценных замечаний по содержанию рукописи. Кроме того, я очень признателен Т. Н. Поповой, Н. Н. Цвелеву и Д. В. Гельтману, к которым часто обращался с различными вопросами в связи с данной работой и всегда получал исчерпывающие консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аревшатян И. Г. Род *Carduus* L. // Флора Армении. Czech Republic, 1995. Т. 9. С. 277—286.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 328 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Земскова Е. А., Циклаури М. Т. Числа хромосом некоторых видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 542.

Исаев Я. М. Carduus L. // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 379—389.

Капеллер О. Carduus L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 460—473.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1522.

Портениер Н. Н. Обзор видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Секции *Carduus* и *Carduastrum* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 100—108.

Тамамшян С. Г. Род Чертополох — *Carduus* L. emend. Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 4—39.

Тамамшян С. Г., Тахтаджян А. Л. Carduus L. // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд. Л., 1972. С. 290.

Arènes J. Sur la systématique de quelques «*Carduus*» // Notulae Systematicae. 1959. T. 15. Fasc. 4. P. 390—410.

Boissier E. Flora orientalis. Genevae, 1875. Vol. 3. 1034 p.

Davis P. H. Carduus L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 420—438.

Jacquin N. J. Icones Plantarum Rariorum. Vindobonae, 1781—1786. Vol. 1. 20 p. + 200 tab.

Jacquin N. J. Collectanea ad botanicam, chemiam, et historiam naturalem spectantia, cum figuris. Vindobonae, 1786. Vol. 1. 386 p. + 22 tab.

Kazmi S. M. A. Revision der Gattung *Carduus* (*Compositae*). Teil 2 // Mitt. Bot. Staatssamm. München, 1964. Bd 5. S. 279—550.

Murray A. Systema Vegetabilium. Ed. 14. Gottingae, 1784. XX, 987, [17] p.

Rechinger K. H. Carduus L. // Flora Iranica. Graz, 1979. Lfg. 139a. S. 218—230.

Schubert B. G. Publication of Jacquin's Icones Plantarum Rariorum // Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University. 1945. N 154. P. 3—23.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 XII 1996

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (479.25)

© Н. С. Ханджян, М. И. Шарбатян

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ДИЛИЖАНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

N. S. KHANDJIAN, M. I. SCHARBATIAN. NEW FLORISTIC RECORDS IN THE DILIJAN RESERVE

Приведены сведения о некоторых новых для заповедника видах, являющихся редкими во флоре Армении.

В процессе определения большой гербарной коллекции, собранной нами в течение 3 полевых сезонов (1988—1990 гг.) для инвентаризации флоры Дилижанского заповедника, выявлены новые для заповедника растения, которые являются редкими видами флоры Армении. Далее приводим наиболее интересные флористические находки (коллекторами являются авторы настоящего сообщения).

Hypericum armenum Jaub. et Spach. Новый для Северной Армении вид. Нами обнаружен на Иджеванском хр. (Каени), где он собран из 2 пунктов в окр. с. Куйбышев: в привершинной отвесной малодоступной части Иджеванского хр. (12 VII 1990, ERE 139860, 139861), а также на отдаленной от основного Иджеванского массива и расположенной близ с. Куйбышев горе Абегакар (7 VII 1990, ERE 139856). Высотные и экологические условия произрастания *H. armenum* в обеих точках одинаковые: на высоте 2000—2200 м над ур. м., в трещинах скал. Это второе местонахождение вида в Армении. Вид описан с горы Арарат, а на территории республики впервые был собран в 1957 г. А. Г. Еленевским (1962) и А. М. Быловой в Кафанском р-не, в долине р. Гехи, близ с. Чанчун (12 VII 1957, ERE 77769).

Из-за скудности материала по близкому к *H. armenum* виду *H. eleonorae* A. Jelen., описанному Еленовским (1964) из Зангезура, авторы «Флоры Армении» А. Л. Тахтаджян и В. Е. Аветисян (1966) выражают неуверенность в самостоятельности *H. eleonorae*, предполагая, что он является одной из форм полиморфного вида *H. armenum*. Детальное изучение новых сборов *H. armenum* и сравнение его с *H. eleonorae* свидетельствуют в пользу сохранения видового статуса последнего.

H. armenum из Дилижанского заповедника характеризуется в основном многоцветковыми соцветиями типа метелки (хотя имеются также единичные экземпляры с одноцветковыми стеблями), а также чашелистиками, густо железистыми по всему краю. Между тем *H. eleonorae* свойственны одиночные цветки (реже по 2—3 на концах ветвей), чашелистики по краю почти голые (редко покрыты железками), а также более узкие листья. Новые сборы *H. armenum* позволили установить константность отличительных признаков *H. eleonorae* от *H. armenum*, указанных ранее также другими авторами (Габриэлян, Таманян, 1985).

Saxifraga tridactylites L. Эта изящная камнеломка распространена в Европе, Северной Африке и Северо-Западной Азии. В Армении она была собрана В. Е. Аветисян и Я. И. Мулкиджаняном в 1956 г. на Зодском перевале (Григорян, 1975), на горе Чкнавор в 1956 г. и в ущелье р. Хосров в 1962 г. (ERE 102258, 126661). В гербарной коллекции ERE хранятся лишь последние 2 экземпляра. Остальных образцов из Армении мы не видели.

Нами *S. tridactylites* был обнаружен у с. Куйбышев, на Иджеванском хр., со стороны горы Абегакар, на сухом макросклоне у подножия привершинной части хребта, среди камней. Высота произрастания — 2000 м над ур. м. (12 VII 1990, ERE 139854).

Carex michelii Host. Редкий для Армении вид. Широко распространен в Центральной и Южной Европе, а также на Кавказе (Егорова, 1991).

Нами *C. michelii* обнаружен в окр. г. Дилижан, на берегу р. Штоганаджур (30 VI 1989, ERE 140098—140100). Ранее в Армении вид был известен по сборам А. Б. Шелковникова из с. Сисимадан (1922 г., ERE 5651), П. А. Смирнова (1971) из с. Лчашен (№ 238, 258, MW!), Т. В. Егоровой и А. Г. Еленевского из Кафана (1958 г., LE).

Pyrola media L. Редкий для Армении вид (Ханджян, 1983). Впервые был обнаружен П. П. Гамбаряном в 1972 г., в Лорийском флористическом районе (с. Гюлагарак, 1972 г., ERE 99728). С тех пор единичные экземпляры вида были найдены в Апаранском (гора Цахкасар, 1981 г., Н. С. Ханджян, ERE 117250) и Зангезурском (ущелье р. Вохчи, 1985 г., Г. М. Файвуш, VERE 131711) флористических районах.

Небольшая популяция вида в стадии цветения собрана нами в районе Севанского перевала, на северном макросклоне Памбакского хр., в густом тенистом буковом лесу, на высоте 2000 м над ур. м. (5 VII 1990, ERE 139856).

Rynchocoris elephas (L.) Bent. Это редкое в Армении растение было собрано в Зангезурском (гора Хуступ, 1959 г., Э. Ц. Габриэлян, ERE 64910, 64911, 64912, 80515), Апаранском (с. Такярлу, 1970 г., П. П. Гамбарян, ERE 95004), Севанском (с. Агбулаг, 1970 г., Т. Н. Попова, Н. С. Ханджян, ERE 119292—119295, 119276, 119356) и Иджеванском (с. Лермонтово, 1981 г., Г. М. Файвуш и др., ERE 120712) флористических районах.

Нами 4 экземпляра *R. elephas* обнаружены в окр. с. Фиолетово, на отрогах Памбакского хр., на правом лесистом берегу горной речки, среди папоротников *Athyrum femina* (L.) Roth. и *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Высота произрастания вида 2000 м над ур. м. (3 VII 1990, ERE 139855).

Juncus filiformis L. Редкий для Армении вид. В заповеднике встречается в том же пункте, что и предыдущий вид, но уже в менее влажном местообитании: на открытых лесных рубках левого борта той же горной речки, на песчаном русле засохшего временного водотока (3 VII 1990, ERE 139858). Ранее на территории республики был собран в некоторых пунктах Севанского флористического района (с. Шишкая, 1926 г., А. Б. Шелковников, ERE 139842; ущелье Так-Агач, 1927 г., он же, ERE 132501, 139844; с. Сарнахпюр (Айриджа), 1923 г., А. А. Гроссгейм, ERE 139846; ущелье Гридзор, 1984 и 1985 гг., В. А. Манакян, ERE 129698, 129699), в верховьях р. Воротан (1959 г., Э. Ц. Габриэлян, ERE 74186) и на южных отрогах Памбакского хр. (1986 г., Н. С. Ханджян, ERE 132492, 132493). Высота произрастания вида в Армении — 2000—2200 м над ур. м.

Linum catarticum L. В Армении встречается нечасто. Ранее найден в Севанском (Севанский хр. (Шахдаг), 1927 г., А. Б. Шелковников, Е. А. Кара-Мурза, ERE 17854, 17855), Зангезурском (с. Татев, 1978 г., М. Г. Галстян, ERE 116105, 127854) и Иджеванском (с. Чинчин, 1982 г., Э. Ц, Габриэлян, ERE 13090, 13092; гора Аггая, 1983 и 1984 гг., она же, ERE 122976, 131472, 131473) флористических районах.

Нами вид собран в окр. сёл Куйбышев (Иджеванский хр., 12 VII 1990, ERE 139853) и Фиолетово (Памбакский хр., 3 VII 1990, ERE 139852). Высотная приуроченность вида в обеих точках одинаковая: 2000—2200 м над ур. м. Экологическая амплитуда его достаточно широка: он произрастает как на сухих склонах Иджеванского, так и на более влажных местообитаниях Памбакского хребтов.

Помимо указанных видов в заповеднике впервые собран ряд растений, среди которых во флористическом отношении наиболее интересными являются *Saxifraga juniperifolia* Adam (верховье р. Агарцин, гора Папахкар, на скалах, 2000—2200 м над ур. м., ERE 139863), *Vaccinium myrtillus* L. (с. Фиолетово, Памбакский хр., 2200 м над ур. м., 3 VII 1990, ERE 139862), *Traunsteinera spherica* (Bieb.) Schlecht. (Памбакский хр., северные отроги в районе Севанского перевала, 5 VII 1990, ERE 140102), *Monotropa hypopitys* L. (окр. оз. Гош, буковый лес, 17 VIII 1988, ERE 140097) и др.

Гербарные образцы перечисленных видов хранятся в гербарии Института ботаники НАН Армении (ERE) под соответствующими номерами, дубликаты переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц., Таманян К. Г. Новый род и редкие виды для флоры Армении // Биол. журн. Армении. 1985. Т. 38. № 2. С. 164—166.

Григорян М. Г. Флористические находки из Хосровского заповедника // Биол. журн. Армении. 1975. Т. 28. № 6. С. 92—94.

Егорова Т. В. Обзор родов *Kobresia* и *Carex* (*Cyperaceae*) Флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Еленевский А. Г. О некоторых редких и критических растениях Армении (гераневые, льновые, молочайные, зверобоевые, фиалковые, зонтичные) // Изв. АН АрмССР. 1962. Т. 15. № 9. С. 27—34.

Еленевский А. Г. Новый вид зверобоя из Армении // Нов. сист. высш. растений. 1964. С. 243—245.

Смирнов П. А. Об осоках Армении // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1971. № 5. С. 59—62.

Тахтаджян А. Л., Аветисян В. Е. Сем. *Hypericaceae* // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 29—24.

Хаджян Н. С. Флористические находки в Северной Армении // Биол. журн. Армении. 1983. Т. 35. № 1. С. 9—12.

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 1 II 1996

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

ВАСИЛИЙ ВАСИЛЬЕВИЧ НИКИТИН (1906—1988). К 90-летию со дня рождения

R. V. KAMELIN, T. N. ULJANOVA. VASILIY VASILJEVICH NIKITIN (1906—1988), IN THE OCCASION OF HIS 90TH BIRTHDAY

В. В. Никитин принадлежал к той блестящей плеяде русских ученых, которые бо́льшую часть своей сознательной жизни, талант ученого и организатора науки, педагога отдали развитию науки в республиках Средней Азии. Развитие ботанической науки в Туркмении, подготовка национальных кадров агрономов, специалистов по пастбищному хозяйству и кормоводству, геоботаников, ботаников-ресурсоведов и флористов неразрывно связаны с именем В. В. Никитина. Он был также выдающимся флористом, одним из крупнейших знатоков сорной флоры и растительности бывшего СССР, восстановившим интенсивные работы по изучению сорных растений во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР) и одновременно превратившим гербарий ВИР в целом в одно из важнейших специализированных гербарных собраний в мире.

В. В. родился 26 июля 1906 г. в г. Ревеле (ныне столица Эстонии Таллинн) в семье служащего. Там же он окончил среднюю школу. Затем семья перебралась на Украину, где В. В. окончил сельскохозяйственный техникум в г. Новый Буг (Николаевская обл.), а затем агрономический факультет Харьковского сельскохозяйственного института (СХИ). После 2 лет преподавания в Новобужском сельхозтехникуме он был направлен для усовершенствования преподавания на агропедагогическое отделение Харьковского СХИ. Окончив его в 1929 г., В. В. был распределен в Туркмению, в Байрам-Алийский политехникум (первое в Туркмении сельскохозяйственное учебное заведение).

Туркмения, только что получившая независимость, приступила тогда к строительству промышленности и современного сельского хозяйства. Здесь заново рождалось богарное и поливное земледелие, интенсивное кормопроизводство, научно обоснованное пастбищное хозяйство, садоводство, виноградарство и виноделие. Республика остро нуждалась в национальных кадрах специалистов сельского хозяйства, начиналась подготовка национальных научных кадров. В Байрам-Али В. В. работал заместителем директора по учебной части и преподавал ботанику. Через 2 года, в 1931 г., в столице Туркмении Ашхабаде был открыт Туркменский сельскохозяйственный институт, куда и перешел В. В. Никитин (вначале ассистентом на кафедре биологии, а с 1933 — доцентом по кафедре ботаники). С 1932 г. он также состоит в штате Лаборатории ботаники Туркменской базы Академии наук СССР (затем — Институт ботаники АН Туркменской ССР). В 1938 г. Никитину без защиты диссертации была присуждена Ученым советом Тимирязевской сельскохозяйственной академии ученая степень кандидата сельскохозяйственных наук и он возглавил кафедру ботаники Туркменского СХИ. Этой кафедрой он руководил 20 лет (до 1958 г.), но отдельные курсы читал и до 1964 г. В 1956 г. В. В. защитил докторскую диссертацию «Сорная растительность Туркмении» в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, а в 1957 г. ему было присвоено звание профессора. Педагогическую деятельность В. В. любил, преподавал ярко, был очень требовательным, но справедливым. Тысячи специалистов сельского хозяйства республики прекрасно знали В. В.,

что немало помогало и в его постоянных экспедиционных работах, без которых сам В. В. не мыслил работы в Туркмении.

Научная работа В. В. сначала была сосредоточена на разработке вопросов богарного земледелия и оценке богарных (неполивных) земель, а затем на долгие годы связана с изучением естественной кормовой базы колхозов и совхозов преимущественно горной Туркмении, картированием пастбищных и сенокосных угодий, организацией рационального пользования горных пастбищ. Поскольку бóльшая часть работ в условиях Туркмении была организована именно в границах крупных сельскохозяйственных районов или отдельных хозяйств, В. В. одновременно изучал в этих работах и сорно-полевую флору и растительность. Богатая и оригинальная флора Туркмении прежде всего сосредоточена в горах: пустыни Туркмении бедны. Геоботанические же работы в горной Туркмении, где один район резко отличается от другого по составу флоры, немыслимы без хорошего знания флоры. Уже в конце 40-х годов В. В. стал лучшим знатоком флоры Туркмении, по существу единственным в республике консультантом по флоре гор и низкогорий. Между тем пособий для определения растений, обитающих в Туркмении, не было. Правда, в 30-е годы выдающиеся ботаники Б. А. Федченко и М. Г. Попов, работавшие тогда в Туркмении, начали издание «Флоры Туркмении» в Ленинграде, силами ботаников БИН АН СССР. До войны вышли 3 небольших выпуска (2 тома) этой флоры, охватившие лишь небольшую часть ее состава. После войны В. В. Никитин и И. Т. Васильченко уговорили Б. К. Шишкина продолжить издание «Флоры Туркмении» (под главной редакцией Б. К. Шишкина) в Ленинграде. В. В. нашел для этого средства в республике, а некоторый запас рукописей уже был у ботаников БИН. Кое-что срочно подготовили И. Т. Васильченко и В. В. Никитин. Издание флоры было продолжено; в 1948 г. в Ленинграде (но с грифом ТуркменФАН и местом издания — Ашхабад) вышел 3-й том «Флоры Туркмении». Для издания следующих томов этой флоры В. В. провел огромную организационную работу. С помощью Б. К. Шишкина он сформировал авторский коллектив, обеспечил работу финансами и базой для издания в Ашхабаде. Все последующие тома «Флоры» В. В. редактировал уже сам (номенклатурную часть флоры вел главный редактор Б. К. Шишкин), кроме того, многие обработки в этих томах выполнил сам В. В., а также привлеченные им сотрудники Ботанического сада и Института ботаники в Ашхабаде. Печатались эти тома в Ашхабаде. В 1960 г. вышел в свет последний том; Туркмения — первой из республик Средней Азии — получила полную описательную флору (в 7 томах). При столь интенсивной работе флористического характера (которая включала, помимо всего прочего, еще и обширнейшие новые сборы с территории Туркмении, подготовку всех имевшихся на то время сборов в гербариях Ашхабада для обработки специалистами, создание фактически нового крупного гербария в Ашхабаде) далеко не просто выполнять иную работу. Но В. В. параллельно подвел итоги своей деятельности по изучению сорной растительности и флоры Туркмении, охватившей уже все равнинные оазисы. В 1957 г. вышла в свет его замечательная фундаментальная сводка «Сорная растительность Туркмении» — сводка по флоре сорных растений (с определительными ключами), по растительности оазисов Туркмении, по биологии сорных растений и мерам борьбы с ними. Монография в 526 страниц крупного формата, подобной которой не было создано ни в одной республике Союза! В. В. публикует также новую таблицу для определения семейств высших споровых, голосеменных и покрытосеменных растений Туркмении, а через 5 лет после окончания «Флоры» выходит в свет уникальный для Средней Азии «Иллюстрированный определитель растений окрестностей Ашхабада» (1525 видов!), настоящий «полевой» определитель, при этом абсолютно научно-точный. В 1957—1958 гг. В. В. совершил и одно из наиболее ярких дел своей жизни. Пользуясь началом «оттепели», В. В. Никитин и С. Ю. Липшиц подготовили том «Избранных сочинений» М. Г. Попова и издали его в Ашхабаде (тиражом 1500 экземпляров!). Они прекрасно понимали и значение этого издания, и все возможные его последствия. Недаром они «укрепили» книгу редакцией из 14 человек, среди которых были 3 члена-корреспондента АН СССР (П. А. Баранов, Е. М. Лавренко, Б. К. Шишкин) и 2 академика республиканских академий (Узбек-

ской — Е. П. Коровин и Туркменской — М. П. Петров). Многие сотни ботаников разных специальностей, может быть, впервые в этой книге ощутили масштаб трудов и личности М. Г. Попова, зажглись его идеями.

Подобная кипучая деятельность В. В., его труды по подготовке и специалистов сельского хозяйства, и ботаников высокой квалификации (к этому времени у В. В. выучились и защитили кандидатские диссертации уже около 10 человек, главным образом туркмен!), не могли быть не замеченными в Туркмении. В 1961 г. он стал членом-корреспондентом АН Туркменской ССР. При этом широта его ботанических интересов все более возрастала. Он начал работы по интродукции важнейших кормовых растений (злаков и бобовых), широко культивировавшихся в тропических районах мира, в условиях орошаемых земель южных районов Средней Азии (Туркмении, Таджикистана и Узбекистана), у него появились ученики и последователи не только в Туркмении. Одним из первых В. В. включился в работы по охране растительного мира, возобновившиеся в СССР в начале 1960-х годов (и дал первые списки видов, подлежащих охране в Туркмении). Однако, по мере того как рос авторитет В. В. в науке (да и в республиках Средней Азии), работать ему в Туркмении становилось все труднее. Как человек прямой, принципиальный и требовательный, он не мог не видеть, что все чаще отличия, звания и степени получали те, кто был того недостоин, а достойные люди оставались в тени, а то и подвергались незаслуженным оскорблениям; что в республике бурно расцветало местничество и приходящие к власти теснили иных, невзирая на заслуги. Конечно же В. В., как заслуженного человека, много сделавшего для Туркмении, награжденного орденами, грамотами, медалями и другими почетными наградами, лишить работы в Институте ботаники и в Сельхозинституте было невозможно, но затруднить ему и его ученикам проведение работ вполне удавалось (тем более что параллельные ботанические исследования велись в более привилегированном Институте пустынь, конечно же, зачастую далеко не столь основательно). Поэтому, когда В. В. предложили работу в ВИР, деятельность которого весьма отвечала широте научных интересов и профессионализму В. В. и в ботанике, и в сельскохозяйственной науке, он перешел туда и переехал в Ленинград.

10 лет (1966—1976 гг.) он отдал ВИР, где возглавлял отдел систематики (с гербарием) и сорных растений (фактически 2 бывших самостоятельных отдела института, работавшие со времен Н. И. Вавилова). Как ученый-ботаник, глубоко понимающий значение гербария для работ по систематике культурных растений и для других работ, ведущихся в институте, В. В. прежде всего занялся устройством и пополнением этой уникальной специализированный коллекции культурных растений и их родичей, единственной по полноте не только в СССР, но и в Европе. С приходом В. В. пополнение Гербария ВИР начало осуществляться путем сбора гербарных образцов культурных растений из посевов и посадок на станциях опорной сети ВИР (что делалось и раньше, хотя и не столь обязательно, как при Н. И. Вавилове); путем сбора гербария в экспедициях, непосредственно в природе и в культуре (и особенно резко расширившимся сбором дикорастущих родичей культурных растений и сорных растений) и, наконец, путем обмена с зарубежными гербариями. С 1968 г. В. В. создает в отделе обменный фонд гербария и начинает выпускать «Delectus plantarum», рассылаемый в крупнейшие ботанические учреждения и гербарии мира, причем четко обозначает специфику обмена по профилю ВИР. Он издает также брошюру о гербарных коллекциях ВИР и таким образом открывает уникальные коллекции этого почтенного учреждения мировому сообществу ботаников и растениеводов мира. За 10 лет работы отдела под руководством В. В. гербарный фонд ВИР вырос на более чем 90 тыс. гербарных образцов (за весь предыдущий период работ ВИР, почти за 40 лет, гербарная коллекция выросла лишь до 150 тыс. образцов!). Но всего важнее то, что были целенаправленно собраны многие дикорастущие родичи и предковые дикорастущие виды и формы многих культурных растений с территории СССР, ранее в Гербарии ВИР отсутствовавшие (все дикорастущие предковые виды репчатого лука и вновь вводимые в культуру виды лука, дикие пшеницы Армении, дикорастущие виды смородины Сибири и Дальнего Востока и многие другие).

Одновременно В. В. восстановил прерванные почти на четверть века исследования сорно-полевой флоры СССР. Начатые еще в Бюро по прикладной ботанике А. И. Мальцевым, к 1940-м годам они выросли в особое направление работ ВИР, которым гордились и Н. И. Вавилов, и руководитель этих работ А. И. Мальцев. Страна получила в этих работах ценнейшие пособия для определения сорных растений, такие как 4-томная сводка «Сорные растения СССР» (под редакцией Б. А. Келлера, В. В. Любименко, А. И. Мальцева), выполненная бригадой БИН и ВИР за 2 года; «Атлас важнейших сорных растений» А. И. Мальцева в 2 томах; замечательные сводки по распространению сорных растений и их роли в посевах; пособия по борьбе с сорными растениями и учебные пособия по сорно-полевой флоре и растительности. Все это было прервано в 1940 г., и до 1960-х годов работы по сорным растениям велись лишь отдельными энтузиастами. В. В. Никитин вместе с И. Т. Васильченко были несомненно крупнейшими в это время знатоками сорной флоры (а В. В. — и сорной растительности), поэтому по приходе в ВИР В. В. прежде всего целенаправленно стал развивать научные исследования по сорной флоре. Он распределил сотрудников по крупным регионам страны и организовал широкие экспедиционные работы по выявлению состава сорных растений, значительно изменившегося в результате изменений агротехники, расширения площадей и ассортимента полевых культур. Только сам В. В. за 8 лет экспедиций охватил обследованием огромные территории европейской части СССР, Урала и Сибири (маршруты его составили более 30 тыс. км). Все эти работы увенчались в 1983 г. выходом в свет новейшей сводки «Сорные растения флоры СССР», подготовленной самим Никитиным, а также многими работами его сотрудников. Несомненно, что В. В. сумел вдохнуть новую жизнь в отдел систематики и сорных растений. Отдел зажил не менее активной жизнью, чем во времена Н. И. Вавилова. «Сорные растения флоры СССР» В. В. заканчивал уже будучи консультантом и пенсионером. Он посвятил свой труд А. И. Мальцеву, много сказав этим своим посвящением. Но, несмотря на почтенный возраст и подкравшиеся болезни, В. В. суждено было выполнить еще одно замечательное дело. Он смог создать новейший однотомный «Определитель растений Туркменистана» (1988 г.). В одном компактном, богато иллюстрированном томе ботаники получили возможность определить любой из 2750 видов растений природной флоры Туркмении. В. В. начал эту работу сам, но почти сразу, почувствовав тяжесть этого труда, привлек к ней молодых туркменских ботаников А. М. Гельдиханова и Л. М. Раенко. Гельдиханов особенно много сделал для завершения этого труда, ему довелось пройти с этим трудом все этапы издательской подготовки. К сожалению, В. В. не пришлось увидеть этот труд напечатанным, но он знал, что работа над ним уже закончена. Мы похоронили В. В. весной 1988 г. (скончался он 1 марта), а осенью 1988 г. вышел в свет «Определитель».

В. В. Никитин был одарен замечательной памятью, огромным трудолюбием и организованностью, он получил прекрасное разностороннее образование, но продолжал учиться всю жизнь. Он был неутомимый исследователь-полевик, страстный сборщик гербария и внимательный наблюдатель живого. Все это помогло ему много сделать в науке, выучить многих исследователей-ботаников и растениеводов. К тому же он был по натуре оптимист, а мудрость педагога и юмор помогали ему многое в жизни превозмочь. Он хорошо знал классическую русскую литературу (любимым писателем его был И. А. Бунин), сам был хорошим рассказчиком. В горах Центрального Копетдага растет красивое, изящное, хотя немного колючее растение *Nikitinia leptoclada*. Этот род растений описал в честь В. В. Никитина М. М. Ильин. В. В. Никитину посвящены и несколько видов флоры Туркмении из других родов. Память об этом прекрасном ботанике и человеке сохранится надолго.

© *Р. В. Камелин, Т. Н. Ульянова*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Всероссийский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 18 IV 1997

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Аргус, 1996

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). FLORA OF LIPETSK REGION / ED. BY V. N. TIKHOMIROV. 1996

Редактора книги В. Н. Тихомирова можно смело назвать «рыцарем флоры Средней России». Долгие годы он руководит (и сам ежегодно участвует в многомесячных экспедициях) исследованием флоры этого густонаселенного и потому антропогенно нарушенного региона России.

Рецензируемая книга (авторы: К. И. Александрова, М. В. Казакова, В. С. Новиков, Н. А. Ржевская, В. Н. Тихомиров) подводит итоги важного этапа работы по изучению среднерусской флоры и содержит результаты многолетнего творческого содружества возглавляемой В. Н. Тихомировым кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета (МГУ), Ботанического сада МГУ, Липецкого педагогического университета, заповедника «Галичья гора» и отчасти Воронежского государственного университета. Заповедник с богатейшей и своеобразной флорой был центром, из которого направлялись экспедиции и экскурсии.

Из главы 1 — «Краткая история изучения флоры и растительного покрова Липецкой области» — читатель узнает, что свой вклад в изучение этого объекта внесли такие выдающиеся ботаники, как С. Г. Гмелин, П. С. Паллас, К. А. Мейер, В. Я. Цингер (этот исследователь первым обратил внимание на феномен Галичьей горы), Д. И. Литвинов, Ф. Рупрехт, В. В. Алехин, С. И. Ростовцев, В. Н. Хитрово, Б. М. Козо-Полянский. Этим созвездием имен объясняется надежность того фундамента, на котором воздвигли свое здание авторы книги. По их мнению, «Липецкую область следует считать сегодня наиболее хорошо изученной во флористическом отношении среди областей Центрального Черноземья Европейской России». (С. 3).

В главе 2 — «Ботанико-географическое районирование территории» — содержатся сведения о разделении области на 6 ботанико-географических районов и о положении территории в схеме районирования растительности бывшего СССР: область относится к восточноевропейской лесостепной провинции Евразиатской степной области. Это типичная восточно-европейская лесостепь со средними высотами водоразделов 160—250 м над ур. м., с выходами верхнедевонских известняков и песчаными боровыми массивами на фоне преобладающих черноземов. Среднегодовое количество осадков составляет 500—600 мм, средняя температура июля — +20°, января — −10° С.

Глава 3 — «Конспект флоры» — самая большая и занимает более половины объема книги. В «Конспект» включены виды сосудистых растений, наличие которых на территории области в настоящем или прошлом подтверждено гербарным материалом, а в некоторых случаях — наблюдениями авторов. Основная часть флоры (1436 видов) получила порядковые номера. Однако в «Конспекте» фигурируют и виды без номеров: а) указанные на территории в литературе, но не документированные гербарными образцами; б) ошибочно приводимые из-за неверного определения гербарного материала; в) имеющие таксономическую трактовку, отличную от мнения авторов; г) культивируемые виды, не дичающие в условиях области.

Материал расположен по системе Энглера. Внутри рода виды размещены по алфавиту, для редких видов указано 4 категории редкости — от Ex (исчезнувшие виды) до R (виды, которым не грозит прямая опасность, но в будущем они могут оказаться исчезающими или уязвимыми). Для каждого вида указано его распространение по области (иногда с указанием местонахождений и коллекторов) и эколого-фитоценотические условия распространения. О последней характеристике следует сказать, что она безупречно точная и включает полный спектр возможных местообитаний вида.

Глава 4 — «Обзор флоры» — невелика по объему — около 30 страниц, но насыщена интересными мыслями, поэтому мы остановимся на ее содержании более подробно. Обобщенной характеристике флоры предпослан небольшой раздел «О понятии „флора"». Казалось бы, сегодня в обсуждении этого понятия уже нет необходимости, так как опыт изучения флор у ботаников накапливался не одно столетие. Однако это не так. На современном этапе развития флористики появились новые подходы к изучению видовых пулов растений, причем эти подходы находятся в состоянии становления и потому во многом дискуссионны.

В 1930-х годах А. И. Толмачев (1931, цит. по 1986) сформулировал в высшей степени интересное положение о конкретной флоре (КФ) как списке видов экологически однородной территории. Это отличало подход Толмачева от традиционной флористики, когда границы территории, флора которой изучалась, как правило, были административными.

Последователи А. И. Толмачева, в особенности Б. А. Юрцев (Юрцев, 1982, 1994; Юрцев, Камелин, 1991),[1] развивая его представления, внесли в метод КФ ряд положений, которые и служат объектом критики авторов рецензируемой монографии (Хохряков, 1993; Миркин, Наумова, 1996а,б). Их возражения вызывают размывание границ флористики, «системный подход» к флоре и ее трактовка как эволюционного феномена. Язык авторов столь меткий, что рецензенты не могут лишить себя удовольствия процитировать некоторые критические замечания в оригинальных формулировках.

> «Путь „синтеза" на базе флористики, предлагаемый Б. А. Юрцевым и его последователями, не кажется нам перспективным, ибо при таком подходе задачи флористики и, следовательно, каждого флориста расширяются до необозримости». (С. 244). «Думается все же, что „морфологические особенности" должен изучать морфолог (биоморфолог, анатом, палиноморфолог, кариолог и кто еще?), физиологические — физиолог, генетические — генетик и т. д.; все эти задачи явно выходят за рамки флористики и в совокупности составляют комплекс проблем, которые должны решаться на основе мультидисциплинарного подхода». (С. 246).
>
> «Не менее очевидно и то, что совершенно не нужно вводить в определение понятия „флора" популяции, трактуя флору как совокупность местных популяций видов. Флорист всегда имеет дело с местными популяциями, просто набор этих популяций различен в зависимости прежде всего от размеров изученной территории». (С. 245).
>
> «Словосочетание „исторически сложившаяся совокупность" по существу не имеет никакой смысловой нагрузки. На этом свете все имеет свою историю.⟨..⟩ Процесс формирования флоры в этом отношении не исключение и не требует доказательств». (С. 245).

Свое резюме по отношению к задачам флористики авторы формулируют следующим образом: «Мы же придерживаемся традиционного взгляда на флору как на полную совокупность растений любой страны или местности (Бекетов, 1986), или, если угодно, в „топографическом контуре" (Юрцев, Камелин, 1991)». (С. 245).

Раздел «Основные параметры и особенности природной флоры Липецкой области» авторы предваряют экскурсом в новации систематиков, приводя в качестве примера «превосходнейшую новейшую сводку по систематике и эволюции однодольных» (Dahlgren et al., 1985). В этой сводке виды, которые традиционно рассматриваются в составе семейства лилейных, разбиты на 4 порядка и 11 семейств (!). Авторы пишут, что задача выявления фитогеографических закономерностей «была бы много проще, если бы в один „прекрасный" момент остановилось развитие систематики, и с этого момента все стали бы совершенно единообразно понимать границы таксонов.

---

[1] Цитированные авторами книги работы в библиографию к рецензии не включены.

Но это невозможно» (прагматический конвенционализм у систематиков не популярен, а жаль! — *Б. М., Л. Н.*). (С. 249).

Авторы приводят традиционные характеристики флоры: список 20 наиболее крупных семейств и 10 наиболее крупных родов, и формулируют представления о «флористическом лице» «липецкого фрагмента восточноевропейской северной лесостепи». Во флоре области, как и всюду в центре Русской равнины, преобладают виды с широкими ареалами: гемикосмополитные, голарктические, европейские, евразиатские, евросибирские. Таких видов в совокупности более 1000; гораздо меньше роль европейско-североамериканских (амфиатлантических) и европейско-средиземноморских таксонов.

Самой высокой оценки заслуживает раздел об адвентивной флоре, в составе которой преобладают ксенофиты-кенофиты (т. е. виды, занесенные случайно после XVI в.) североамериканского, средиземноморского и древнесредиземноморского исходных ареалов. Монография содержит наиболее удачный на сегодняшний день вариант анализа процесса синантропизации флоры конкретного района.

Рассматривая историю формирования растительного покрова изученной территории, авторы ошеломляют читателя крайне жесткой и, видимо, реалистической оценкой возможностей исторических реконструкций: «Достаточно надежных геологических, палеогеографических, биогеографических оснований для детальной реконструкции истории флоры и растительности центра Русской равнины не существует». (С. 260). Тем не менее они все-таки рассматривают основные гипотетические варианты естественного флорогенеза территории и отмечают роль антропогенного фактора формирования флоры. Критический анализ работ об эндемизме липецкой флоры дает основание для их однозначно отрицательной оценки: «...описание эндемичных для Липецкой области видов сосудистых растений пока не выдерживает критики, и уровень эндемизма ее флоры сильно преувеличивается». (С. 271).

Хорошо аргументирована глава 5 «Элементы растительного покрова, нуждающиеся в охране». Авторы приводят таблицу из 68 видов, включенных в 6 официальных списков растений, подлежащих охране (в том числе «Красная книга СССР» (1984), «Красная книга РСФСР» (1988), сводка «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1981)), критически рассматривают список видов, подлежащих охране, утвержденный решением Липецкого Совета народных депутатов (при этом указывают, что в него попало несколько видов, никогда ранее в области не отмечавшихся!).

В качестве резюме выполненного исследования приводится список из 266 видов (19 % флоры), нуждающихся в охране и разбитых по категориям редкости. Указываются урочища, которые необходимо сохранить как местообитания этих видов.

Общая оценка книги — самая высокая. Это крупный вклад в охрану флоры России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. О «нише» сравнительной флористики в современной науке о растительности // Журн. общей биологии. 1996а. Т. 57. № 3. С. 399—410.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (Рецензия). Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Материалы III Рабочего совещания по сравнительной флористике (Кунгур, 1988). СПб., 1994. 395 с. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996б. Т. 101. Вып. 2. С. 95—97.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Хохряков А. П. (Рецензия). Б. А. Юрцев, Р. В. Камелин. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 130—134.

Башкирский государственный университет
Башкирский государственный педагогический институт
Уфа

Получено 16 I 1997

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1997. VOL. 82. N 10) Page

**Индекс
70056**

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1997. Т. 82. № 10) Стр.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 10. 1—160.